

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Institut de botanique, Directeur : Professeur Claude Favarger

RECHERCHES DE BIOSYSTÉMATIQUE
SUR LES GENRES
BLACKSTONIA HUDS.
ET *CENTAURIUM* HILL (Gentianacées)

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

LOUIS ZELTNER

D'OBERGERLAFINGEN (SOLEURE)
DOCTEUR EN MÉDECINE

1970



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555023_0011

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Institut de botanique, Directeur : Professeur Claude Favarger

RECHERCHES DE BIOSYSTÉMATIQUE
SUR LES GENRES
BLACKSTONIA HUDS.
ET *CENTAURIUM* HILL (Gentianacées)

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

LOUIS ZELTNER

D'OBERGERLAFINGEN (SOLEURE)
DOCTEUR EN MÉDECINE

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de Messieurs les professeurs Cl. Favarger et Ch. Terrier, Neuchâtel et G. Mangelot, Orsay, autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.

Neuchâtel, le 20 février 1970

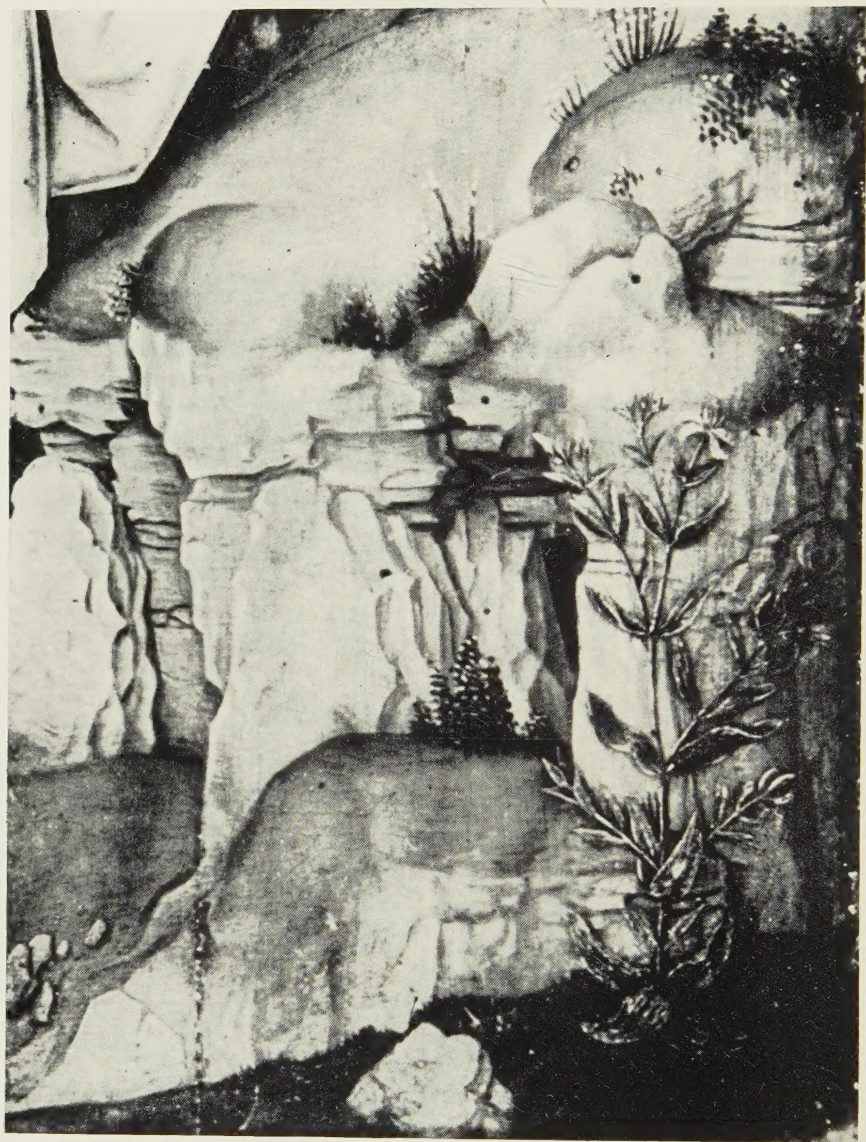
Le Doyen :
Prof. R. BADER



A ma femme

En souvenir des voyages
et des heures inoubliables
que nous avons vécus
pour réaliser ce travail.





CENTAURIUM MINUS

Triptyque des miracles du Christ : Résurrection de Lazare

Il est intéressant de constater qu'un peintre primitif flamand anonyme, probablement le Maître au feuillage en broderie, a remarqué *Centaureium minus*. En effet, cette plante figure, élégamment reproduite parmi d'autres espèces, à l'angle droit du volet¹ : la Résurrection de Lazare du triptyque des miracles du Christ (Melbourne, National Gallery of Victoria, inv. No. 1247/3). Cette œuvre semble dater de 1490-1495.

¹ Nous remercions très vivement M. A. Racine de nous avoir procuré une reproduction de cette œuvre par l'intermédiaire d'un de ses amis, M. G. Janssen, de Sydney.

RECHERCHES DE BIOSYSTÉMATIQUE SUR LES GENRES *BLACKSTONIA* HUDS. ET *CENTAURIUM* HILL

par

LOUIS ZELTNER

AVEC 1 FRONTISPICE, 32 FIGURES, 12 PLANCHES,
11 CARTES ET 2 SCHÉMAS

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	9
Introduction	11
Matériel et méthodes	11

Genre *Blackstonia* Huds.

Introduction	14
<i>Blackstonia grandiflora</i>	16
Introduction	16
Recherches cytologiques	18
Distribution géographique	18
Synonymie	20
<i>Blackstonia imperfoliata</i>	21
Introduction	21
Recherches cytologiques	23
Distribution géographique	23
Ecologie	24
Synonymie	25
<i>Blackstonia acuminata</i>	25
Introduction	25
Recherches cytologiques	27
Morphologie comparée des races diploïdes et tétraploïdes	29
Type biologique	31
Distribution géographique	31
Ecologie	31
Discussion	32
Description nouvelle	34
Synonymie <i>B. acuminata</i> ssp. <i>aestiva</i>	35
Synonymie <i>B. acuminata</i> ssp. <i>acuminata</i>	35

<i>Blackstonia perfoliata</i>	36
Introduction	36
Recherches cytologiques	37
Morphologie comparée des races diploïdes et tétraploïdes	39
Type biologique	41
Distribution géographique	41
Ecologie	41
Discussion	42
Description nouvelle	45
Synonymie <i>B. perfoliata</i> ssp. <i>intermedia</i>	45
Synonymie <i>B. perfoliata</i> ssp. <i>perfoliata</i>	46
Considérations générales sur le genre <i>Blackstonia</i>	48
1. Nombre de base	48
2. Diploïdes et polyploïdes	48
3. Essai sur l'histoire du genre <i>Blackstonia</i>	48
4. Naissance et destin des « races » polyploïdes	52
Clé de détermination des espèces du genre <i>Blackstonia</i>	54

Genre *Centaurium* Hill

Introduction	57
A. Section <i>Spicaria</i>	60
<i>Centaurium spicatum</i>	60
Introduction	60
Recherches cytologiques	61
Ecologie	61
Discussion	62
Synonymie	62
B. Section <i>Xanthea</i>	62
<i>Centaurium maritimum</i>	62
Introduction	62
Recherches cytologiques	63
Ecologie	63
Discussion	63
Synonymie	65
C. Section <i>Caespitosa</i>	65
<i>Centaurium scilloides</i>	65
Introduction	65
Recherches cytologiques	66
Distribution géographique et écologie	66
Discussion	68
Synonymie	68
D. Section <i>Centaurium</i>	69
1. Sous-section <i>Vulgaria</i>	69

<i>Centaurium barrelieri</i>	69
Introduction	69
Recherches cytologiques	70
Distribution géographique et écologie	71
Synonymie	72
<i>Centaurium gypsicola</i>	72
Introduction	72
Recherches cytologiques	72
Distribution géographique et écologie	72
Synonymie	73
<i>Centaurium favargerii</i>	73
Introduction	73
Recherches cytologiques	74
Discussion	75
Synonymie	76
<i>Centaurium chloodes</i>	76
Introduction	76
Recherches cytologiques	77
Distribution géographique et écologie	77
Synonymie	78
<i>Centaurium vulgare</i>	79
Introduction	79
Recherches cytologiques	79
Distribution géographique	79
Ecologie	80
Discussion	80
Synonymie	83
2. Sous-section <i>Parviflora</i>	83
<i>Centaurium tenuiflorum</i>	83
Introduction	83
Recherches cytologiques	84
Morphologie comparée des deux races	85
Type biologique	89
Distribution géographique	89
Ecologie	90
Discussion	91
Nomenclature	92
Synonymie générale	95
Synonymie <i>C. tenuiflorum</i> ssp. <i>tenuiflorum</i>	96
Synonymie <i>C. tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>acutiflorum</i>	96
Synonymie <i>C. tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>hermanni</i>	96
<i>Centaurium pulchellum</i>	96
Introduction	96
Recherches cytologiques	97
Distribution géographique	97

Ecologie	98
Discussion	98
Conclusions	100
Synonymie	101
3. Sous-section <i>Centaurium</i>	103
<i>Centaurium majus</i>	103
Introduction	103
Recherches cytologiques	104
Morphologie comparée des deux races	104
Distribution géographique	106
Ecologie	107
Discussion	107
Nomenclature	109
Synonymie <i>C. majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>majus</i>	109
Synonymie <i>C. majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>suffruticosum</i>	110
Synonymie <i>C. majus</i> ssp. <i>rhodense</i>	110
<i>Centaurium minus</i>	110
Introduction	110
Recherches cytologiques	111
Morphologie comparée des deux races	111
Type biologique	113
Distribution géographique	113
Ecologie	114
Discussion	114
Synonymie <i>C. minus</i> ssp. <i>rumelicum</i>	117
Synonymie <i>C. minus</i> ssp. <i>bernardii</i>	117
Synonymie <i>C. minus</i> ssp. <i>minus</i> var. <i>minus</i>	117
Synonymie <i>C. minus</i> ssp. <i>minus</i> var. <i>capitatum</i>	118
Hybrides naturels	118
<i>Centaurium litardieri</i>	118
Introduction	118
Recherches cytologiques	118
<i>Centaurium intermedium</i>	119
Considération générales sur le genre <i>Centaurium</i>	122
1. Taxonomie	122
2. Nombre de base	126
3. Diploïdes et polyploïdes	128
4. Essai sur la phylogénie et l'histoire du genre <i>Centaurium</i> en Europe	128
Clé de détermination des espèces du genre <i>Centaurium</i>	134
Résumé	139
Bibliographie	147

AVANT-PROPOS

C'est un devoir très agréable pour nous d'exprimer notre profonde gratitude à M. le professeur C. Favarger. C'est lui qui a su, durant nos années d'études, nous donner l'amour des recherches botaniques et qui a bien voulu nous confier cette étude. Tout au long de ce travail, nous avons bénéficié de ses conseils bienveillants et judicieux, de ses précieux encouragements et de son esprit critique. C'est lui qui a relu notre mémoire et a bien voulu le discuter avec nous chapitre par chapitre, nous obligeant à être plus précis. Nous l'assurons de notre respectueuse reconnaissance et souhaitons vivement continuer à bénéficier de ses critiques comme de ses conseils.

Nous exprimons à M. le professeur G. Mangenot, directeur de l'Institut de botanique de la Faculté des sciences de Paris (Orsay), nos très sincères remerciements pour l'honneur qu'il nous fait de bien vouloir juger notre travail. Nous sommes très sensible à sa présence dans notre jury et le prions de croire à l'expression de notre profonde gratitude.

M. le professeur Ch. Terrier a bien voulu accepter la tâche ingrate de relire notre manuscrit. Nous l'en remercions sincèrement, ainsi que des conseils bibliographiques fort judicieux qu'il nous a donnés.

Lors de nos séjours à Montpellier (1962, 1964, 1969), nous avons été accueilli avec une très grande bienveillance par MM. les professeurs L. Emberger et Ch. Sauvage qui nous ont prodigué d'excellents conseils et ont grandement facilité notre travail. Le professeur Sauvage nous a fait parvenir à plusieurs reprises des graines récoltées au Maroc. Que ces éminents botanistes veuillent bien trouver ici l'expression de notre respectueuse gratitude.

Nous remercions M. le professeur J. Miège et le personnel du Conservatoire botanique de Genève qui nous ont apporté une aide précieuse.

M. le professeur A. Bonnet, de Montpellier, a bien voulu faciliter notre travail en mettant à notre disposition le matériel de son laboratoire. Nous l'en remercions très sincèrement.

M. le professeur H. Harant, directeur du Jardin des plantes de Montpellier, au cours des excursions passionnantes qu'il organise, nous a permis de nous familiariser avec la flore et la végétation du Midi de la France. Qu'il veuille trouver ici l'expression de notre vive reconnaissance.

Nos remerciements s'adressent également à M. le Dr J. Braun-Blanquet, directeur du S.I.G.M.A., qui nous a ouvert les portes de son Centre et nous a apporté toute son aide.

Nous remercions très sincèrement M^{me} E. Paunero, conservatrice de l'herbier de l'Institut de botanique de Madrid, qui nous a indiqué l'endroit où croît *Centaurium gypsicola*, ainsi que MM. les professeurs Pereira Coutinho et Vasconcellos qui nous ont donné accès à l'herbier de l'Institut supérieur d'agronomie à Lisbonne.

Grâce à M. le professeur Fernandes, nous avons pu prendre connaissance de l'herbier de l'Institut de botanique de Coïmbre, et connaître les stations de *Centaurium scilloides*. M. le Dr J. A. R. de Paiva a eu l'amabilité de nous accompagner dans des excursions botaniques et de nous faire part de son expérience de la flore portugaise. Qu'ils veuillent trouver ici la marque de notre gratitude.

M. le professeur H. von Merxmüller, directeur de l'Institut de botanique systématique de Munich, a eu l'amabilité de nous envoyer des graines récoltées en Calabre. Nous le remercions très sincèrement, ainsi que les directeurs des différents jardins botaniques qui nous ont procuré du matériel.

M. le professeur J.-P. Schaer, directeur de l'Institut de géologie de Neuchâtel, nous a aidé à résoudre des problèmes relatifs à la nature des terrains où nous avons récolté nos espèces. Qu'il trouve ici l'expression de notre gratitude.

M. le Dr G. Bocquet nous a très aimablement fait profiter de sa grande expérience des problèmes de nomenclature ; nous lui en sommes très reconnaissant.

Nous remercions tout particulièrement M. G. Blanchet, de Montpellier, qui nous a fait bénéficier de ses larges connaissances de la flore du Midi de la France.

Nous exprimons nos vifs remerciements aux directeurs des herbiers suivants : British Museum, Coïmbre, Genève, Florence, Kew, Lausanne, Linnean Society, Lisbonne (Institut d'agronomie), Madrid, Montpellier, Munich, Palerme, Paris, Sarajevo et Turin, qui nous ont donné accès à leur collection et qui nous ont complaisamment prêté des exsiccata de diverses provenances.

Un subside de la Commission de recherches de la Société helvétique des sciences naturelles nous a permis d'achever ce travail dans un plus bref délai ; aussi nous exprimons notre reconnaissance à son président, M. le professeur M. Welten, ainsi qu'à tous les membres de la Commission.

Nous remercions M^{lle} H. Jobin qui a dactylographié avec une très grande précision notre manuscrit.

Enfin, nous avons contracté une dette de reconnaissance toute particulière envers nos amis qui ont récolté et fixé pour nous du matériel : M^{lle} J. Contandriopoulos, maître de recherches au C.N.R.S. (Marseille), M^{me} M. Duckert, assistante à l'Institut de botanique de Neuchâtel, MM. André Baudière, maître assistant au C.S.U. de Perpignan, Claude Farron, conservateur de l'herbier de Bâle, Philippe Küpfer, assistant à l'Institut de botanique de Neuchâtel. A ces amis et à tous ceux qui nous ont aidé à quelque stade que ce soit de la réalisation de ce travail, nous exprimons notre sincère gratitude.

INTRODUCTION

Le présent travail résume les résultats d'une étude de biosystématique consacrée aux genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium* Hill, dans un cadre géographique comprenant la région atlantique, la région méditerranéenne et l'Europe centrale.

Notre ambition eût été d'étudier ces deux genres sur l'ensemble du territoire qu'ils occupent en Europe et en Afrique du Nord. Pour des raisons pratiques, nous avons été obligé de nous limiter. Ainsi nos prospections sur le terrain n'ont pu s'étendre à toute la péninsule balkanique (Bulgarie, Roumanie), ni à la Scandinavie, ni non plus à certains pays d'Europe centrale (Hongrie), d'où nous avons toutefois reçu du matériel vivant.

En fait, nos recherches préliminaires nous ayant montré que les taxons euméditerranéens et atlantiques offraient le plus de problèmes, nous avons orienté nos recherches plus particulièrement dans les domaines cités plus haut.

Notre travail est divisé en quatre parties :

Dans la première partie, nous décrivons brièvement notre méthode de travail et les techniques employées.

La deuxième partie est consacrée à l'étude du genre *Blackstonia* Huds. Nous décrivons les résultats obtenus pour chaque espèce, puis nous essayons de tirer des conclusions plus générales d'ordre taxonomique, caryologique, phylétique et géobotanique.

La troisième partie traite du genre *Centaurium* Hill. Nous avons procédé de la même manière que pour le genre *Blackstonia*.

La quatrième partie résume les conclusions générales que nous avons pu tirer de nos recherches sur ces deux genres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plupart des espèces qui font l'objet de cette étude ont été récoltées dans la nature, lors de voyages que nous avons effectués dans les pays suivants : Angleterre, Autriche, Belgique, Corse, Espagne, France, Grèce, Italie, Maroc, Portugal, Sardaigne, Sicile, Suisse, Yougoslavie.

Sur le terrain, nous avons fixé les boutons floraux et séché soigneusement les témoins de fixation¹. Dans la mesure du possible, nous avons étudié la station où croissaient ces plantes et, dans quelques cas, nous avons fait des relevés floristiques.

L'étude plus détaillée d'un taxon sur la plus grande partie de son aire de distribution géographique n'a été possible que grâce à l'obligeance de botanistes qui ont eu l'amabilité de nous procurer des graines ou des fixations accompagnées d'échantillons témoins.

¹ Les fixations ont été faites avec un mélange d'acide acétique glacial (1/4) et d'alcool absolu (3/4), auquel on ajoute par 20 cm³ 5 gouttes de carmin acétique et 2 gouttes d'acétate de fer comme mordant. Ce mélange est renouvelé pour chaque nouvelle fixation. Les fixations doivent être faites immédiatement pour obtenir de bons résultats. Elles s'altèrent rapidement lorsqu'il fait très chaud.

Certaines espèces étudiées provenaient de graines récoltées en nature par les soins de jardins botaniques étrangers¹. Ces graines ont été mises à germer au mois de janvier. Les plantules ont été transplantées en mai-juin dans des bassins fermés, irrigués par le fond, ce qui leur assurait une humidité constante, favorable à leur développement. Ce procédé de culture apportait à nos plantes des conditions plus proches de celles qu'elles rencontrent dans leurs stations naturelles, bien qu'elles n'aient pas toutes la même écologie. Seul, le *Blackstonia perfoliata* s'accommode mal d'une humidité probablement trop forte pour cette espèce qui réussit mieux dans une terre non constamment irriguée.

Ces cultures ont été réalisées par les soins expérimentés de M. Paul Correvoën, jardinier-chef de l'Institut, auquel nous présentons nos plus vifs remerciements pour sa collaboration précieuse.

Pour cette étude, nous avons utilisé principalement des boutons floraux, et, plus rarement, des méristèmes de racine. La technique des coupes avec coloration au violet cristal donne de bons résultats (comptage à la méiose); mais nous avons résolu bien des difficultés par la méthode des « squashes » au carmin acétique, puisqu'il s'agit d'espèces où les chromosomes s'agglomèrent facilement en amas compacts aux métaphases et anaphases I et II de la méiose et sont très serrés dans les mitoses somatiques.

L'étude des grains de pollen a été faite à l'aide du colorant utilisé par HRISHI et MÜNTZING (1960).

Tous nos témoins de fixation ont été déterminés avec soin. Dans les cas douteux, nous avons eu recours au type toutes les fois que cela fut possible. Précisons à ce sujet, que la recherche du type d'une espèce est souvent une tâche fort laborieuse. Plus d'une fois nos demandes restèrent sans réponse; ou bien le type était introuvable, probablement perdu ou détruit. Nous ne nous sommes engagé dans le dédale des problèmes de nomenclature que dans les cas où une recherche historique nous a paru indispensable à la délimitation d'un taxon douteux ou mal compris.

Dans le cas des taxons qui ont toujours été clairs pour tout le monde, nous n'avons pas recherché à l'aide du « code » s'il n'y avait pas lieu de modifier la nomenclature en usage. Un tel travail, en effet, nous a paru extérieur au cadre de nos recherches, et nous avons pensé mieux utiliser notre temps en étudiant les populations dans la nature.

Dans le travail original, conservé à l'Institut de botanique de Neuchâtel, chaque station est reportée à la fois sur une carte et dans une liste qui donne quelques renseignements complémentaires. Nous avons classé ces stations par pays et par ordre alphabétique, renonçant à les indiquer par un numéro sur la carte, de peur que certaines cartes ne deviennent illisibles. En outre, nous avons représenté sur des cartes détaillées la distribution des espèces particulièrement intéressantes et abondantes de Corse et de Sardaigne.

¹ Nous avons utilisé quelquefois des plantes *cultivées* dans des jardins botaniques étrangers, mais ce matériel, même s'il est correctement déterminé, n'offre qu'un intérêt très limité dans un travail comme le nôtre.

Ces cartes représentent uniquement les stations où nous avons récolté et fixé du matériel et non pas la répartition géographique réelle des taxons étudiés.

Dans la présente publication, nous n'avons conservé que les cartes de distribution géographique. La liste complète des localités où nous avons récolté du matériel est conservée à l'Institut de botanique de Neuchâtel.

A la fin de chaque chapitre, nous avons donné la synonymie des espèces étudiées sans avoir pu chaque fois vérifier la détermination des taxons cités dans la bibliographie. Nous n'avons conservé dans ce travail que les synonymes principaux.

GENRE *BLACKSTONIA* HUDS., Fl. Angl. 146

(*CHLORA* ADANS., Fam. 2 : 563)

Gentianacées

INTRODUCTION

Comme l'a rappelé récemment ROBYNS (1956), c'est G. HUDSON qui, en 1762, a employé pour la première fois le nom *Blackstonia*¹ comme nom de genre dans « Flora Anglica ». DE RÉNÉALME, un auteur prélinéen, avait utilisé le nom *Chlora* en 1611. Ce nom ne fut repris qu'un an plus tard, soit en 1763 par M. ADANSON dans « Famille des Plantes » ; il est donc à rejeter.

ROBYNS (1956) a donné une description détaillée de ce genre qui comptait trois espèces d'après LEMÉE (1930). DOMIN (1933) en mentionne cinq. En outre, l'Index Kewensis signale plusieurs autres espèces qui ont pour la plupart une aire de répartition géographique très limitée et sur la valeur taxonomique desquelles nous reviendrons.

La morphologie de ces espèces, à l'exception de *Blackstonia imperfoliata* (L. f.) Samp., est très variable. Ces variations, qui sont peut-être en partie dues à l'accommodation, ont conduit certains floristes à démembrer ces ensembles et à décrire plusieurs taxons infraspécifiques ou spécifiques, sur la valeur desquels il est extrêmement difficile de se prononcer.

Au point de vue biogéographique, c'est un genre méditerranéen et atlantique. Le Bassin méditerranéen semble être son centre d'origine et de diversification. Deux espèces, *Blackstonia perfoliata* et *B. acuminata* se sont répandues en Europe jusqu'aux environs du 60^e degré de latitude nord. Elles occupent l'aire de distribution la plus grande du genre.

Pour la nomenclature des espèces, nous nous sommes basé principalement sur les travaux de DOMIN (1933), BRIQUET et de LITARDIÈRE (1955), ROBYNS (1956) et KUNZ (1960).

Blackstonia grandiflora (Viv.) Pau est actuellement confiné à l'Afrique du Nord. Peut-être se trouve-t-il encore en Espagne, dans la région de Valence, où il avait été récolté par ROUY, et dans les îles Baléares, où il est signalé par KNOCHE (1922). Il a existé en Sicile, où TINEO l'a décrit en 1844 sous le nom de *Chlora sicula*, et en Sardaigne. Actuellement, il semble avoir disparu de ces deux îles car les dernières récoltes conservées en herbier remontent à la fin du XIX^e siècle et aucune mention récente n'en est faite dans la bibliographie, du moins à notre connaissance.

Blackstonia imperfoliata (L. f.) Samp. est une espèce méditerranéo-atlantique. Elle remonte assez loin, le long des côtes atlantiques. Sa

¹ Ce nom rappelle la mémoire du botaniste anglais John Blackstone.

présence en un lieu semble dépendre d'un climat aux précipitations également réparties et à un fort pourcentage d'humidité.

Blackstonia acuminata (Koch et Ziz) Domin est une espèce méditerranéo-atlantique et d'Europe centrale. Sa morphologie la rapproche, suivant les conditions écologiques, de celle de *Blackstonia imperfoliata* (L. f.) Samp., ou de celle de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds., ce qui a donné lieu à de très nombreuses controverses (voir ci-dessous).

Le problème de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. est particulièrement délicat. TENORE (1831) considère le *Blackstonia perfoliata* des environs de Naples comme une espèce distincte et lui donne le nom de *Chlora intermedia*. BOISSIER (1852) décrit son *Chlora citrina* à partir d'une population du sud de l'Espagne. BORBAS (1894), travaillant sur du matériel des Balkans, a noté que celui-ci diffèrait du *Chlora perfoliata*, et il a créé la variété *flanatica*.

ROBYNS (1956) a étudié en détail les *Blackstonia acuminata* et *perfoliata* en Belgique. KUNZ (1960), de son côté, a étudié ces mêmes espèces dans les environs de Bâle et les régions limitrophes : Haut-Rhin et Forêt-Noire. Ces travaux, très complets, concernent des régions assez limitées, où le genre n'est représenté que par deux espèces assez distinctes. Malgré leur intérêt, ils ne permettent pas de se faire une idée de l'évolution du groupe. De plus, comme tous les travaux de taxonomie classique, ils sont basés sur des échantillons d'herbier (à l'exception des études de ROBYNS et de KUNZ qui donnent des renseignements écologiques). Or, on peut toujours se demander si ces échantillons d'herbier (et cela est vrai aussi des types, dans la mesure où nous avons pu les étudier) sont représentatifs d'une population. D'autre part, les espèces du genre *Blackstonia* paraissent présenter une grande amplitude de variation phénotypique suivant les conditions du milieu, ainsi que l'ont montré les essais de culture comparée, effectués à l'Institut de botanique de Neuchâtel.

En présence d'une telle situation, nous avons pensé qu'une étude de biosystématique apporterait d'utiles précisions et permettrait de mieux circonscrire les unités naturelles, puis de dégager l'évolution du genre *Blackstonia*, à la fois « dans le temps, dans l'espace et dans la forme », ainsi que le préconise CROIZAT (1968).

Nous avons tout d'abord procédé à des comptages chromosomiques. Au moment où nous avons commencé nos recherches (1960), on ne savait presque rien de la cytologie des espèces de *Blackstonia*. Seul le *Blackstonia perfoliata* avait fait l'objet de comptages chromosomiques de la part de MAUDE (1939, 1940). L'auteur anglaise avait compté $2n = 44$. Nos études ont porté sur un total de 174 populations appartenant à tous les taxons décrits comme espèces. Nos premiers résultats ont été publiés dans diverses notes préliminaires (ZELTNER 1961, 1962, 1963, 1966, 1967). Nous nous sommes efforcé d'étendre nos recherches sur chaque taxon à l'ensemble de l'aire qu'il occupe. Pour des raisons qui ont été explicitées ci-dessus, la densité de nos comptages a été plus grande en Méditerranée qu'en Europe centrale, où la variabilité des taxons est moins grande qu'au sud de l'aire.

Nos fixations ont été effectuées pour la plupart sur le terrain, ce qui nous a permis en outre d'étudier la variabilité et l'écologie des populations naturelles. Enfin, nous avons procédé toutes les fois que cela nous a paru nécessaire à des études biométriques.

Blackstonia grandiflora (Viv.) Pau.

Introduction

Cette plante remarquable, la plus belle du genre (photos 1 et 2, pl. I) a été considérée, tantôt comme une bonne espèce, tantôt comme une sous-espèce ou variété de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds.

L'étude de cette espèce dans son milieu naturel nous a permis de voir qu'il existe de grandes différences morphologiques et, semble-t-il, écologiques, entre les différentes populations qui la composent. Ceci permettrait, en quelque sorte, d'expliquer les divers statuts qui lui ont été attribués.

En effet, si nous considérons les plantes que nous avons rencontrées dans le Rif ou les environs de Meknès, nous constatons qu'il s'agit d'exemplaires très grands, robustes, aux corolles jaunes d'or, comptant 9 à 12 pétales, pourvus près de la base de rugosités transversales très remarquables (photos 3 et 4, pl. II). Les anthères sont très grandes et représentent environ deux à trois fois la longueur de la partie libre du filet staminal. Ces plantes sont très distinctes de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds., comme l'a noté BOISSIER (1839-1845).

En outre, d'après nos observations, cette espèce possède des grains de pollen d'un diamètre inférieur (moyenne $17,5 \mu \pm 1,6 \mu$) à celui des *Blackstonia perfoliata* diploïdes (moyenne $20,1 \mu \pm 1,4 \mu$) et surtout tétraploïdes (moyenne $25,1 \mu \pm 1,6 \mu$) (voir diagramme comparatif, p. 51). Elle croît dans des régions arides, semi-arides et parfois sub-humides, toujours très chaudes. Elle se développe en petites colonies sur des talus humides, autour de suintements qui se dessèchent en été, laissant un sol compact et dur.

Par contre, les populations que nous avons étudiées dans le Haut-Atlas sont bien différentes. Ce sont des plantes grêles, fragiles, pauciflores, à corolles plus petites, comptant 8 à 9 pétales. Ces plantes, au premier abord, pourraient être confondues avec *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. Cependant, un examen plus attentif fait découvrir la présence de trois nervures à la base des sépales et de rugosités transversales à la base des pétales, caractères qui permettent, semble-t-il, de les distinguer de *Blackstonia perfoliata*. Les anthères sont environ deux fois plus longues que la partie libre du filet staminal. Le diamètre des grains de pollen du *Blackstonia grandiflora* de l'Atlas (moyenne $21,3 \mu \pm 1,0 \mu$) diffère d'une façon significative de celui des populations du Rif (moyenne $17,5 \mu \pm 1,6 \mu$) (voir p. 17).

L'écologie est également différente. Ces populations se développent dans des endroits frais et humides, sur des rochers suintants, alimentés

par de petites sources qui forment, par exemple dans la vallée de l'Ourika, les petits affluents de l'oued Ourika, ou parmi les graviers de l'oued. Dans cette vallée, il côtoie *Blackstonia perfoliata* tétraploïde, dont il est très distinct.

Notons que la population du Moyen-Atlas représente en quelque sorte un intermédiaire entre les populations du Rif, que nous considérons comme typiques, et celles du Haut-Atlas. Mais elle se rapproche toutefois davantage de celles du Haut-Atlas. La différenciation paraît donc clinale chez cette espèce.

MURBECK, en 1898, avait déjà noté des différences entre deux types de populations de *Chlora grandiflora* et avait créé deux variétés : *hibernans* et *trimestris* pour les désigner.

Nous avons eu l'occasion de confronter nos plantes, d'une part avec les exsiccata = Bourg. Pl. d'Alg. 1856 n. 79 (in Hb. afr. Mus. Par.¹), à propos desquels MURBECK précise « qu'ils comprennent les deux variétés », d'autre part avec l'exsiccatum *Chlora grandiflora* Viviani var. *α hibernans* Murb. : Sv. Murbeck : Plantae selectae ex Africa boreali 1903 n. 38, conservé à Kew. Cet examen nous permet d'affirmer que nos échantillons du Rif et de Meknès appartiennent sans aucun doute à la var. *hibernans*² (photos 2 et 3).

La description très précise de la var. *β trimestris* donnée par MURBECK, la comparaison de nos échantillons avec les exsiccata du Museum de Paris = Bourg. Pl. d'Alg. 1856 n. 79, enfin le type de station que MURBECK indique « in rupestr. umbr. », nous permettent de rapporter à la var. *trimestris* nos plantes récoltées dans le Haut-Atlas (photos 1 et 4). Nous pensons que plus d'une fois cette variété a été considérée comme un *Blackstonia perfoliata*³ à grandes fleurs. Ceci pourrait expliquer que certains floristes considèrent *Blackstonia grandiflora* comme une ssp. de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds.

De ce qui précède, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

- 1^o *Blackstonia grandiflora*, malgré l'existence d'une variété *trimestris* à fleurs un peu plus petites, est assez distinct de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. pour que son maintien comme espèce à côté de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. soit justifié.
- 2^o A la suite de MURBECK, nous reconnaissons deux variétés distinctes chez *Blackstonia grandiflora* : la première annuelle d'hiver, très robuste et à grandes fleurs ; la seconde annuelle au sens propre, chétive, pauciflore, à fleurs un peu plus petites.

Nous transférons ces variétés dans le genre *Blackstonia* sous les noms :

¹ Nous avons retrouvé dans l'herbier de Kew les mêmes exsiccata.

² D'après les règles de nomenclature, cette variété doit porter le nom de *grandiflora* (voir p. 18).

³ Nous prenons comme exemple les exsiccata conservés à Kew de la coll. Dr Hooker, May 1871, South Marocco-Greater Atlas, Ourika, qui portent le nom *Chlora perfoliata α*.

Blackstonia grandiflora var. *grandiflora* ;

Blackstonia grandiflora var. *trimestris* (Murbeck) Zeltner comb. nov.
basionyme *Chlora grandiflora* var. β *trimestris* Murbeck 1898 Contr.
fl. nord-ouest Afr. II, 3.

Une objection peut nous être adressée, à savoir qu'il s'agit de deux accommodats. Certes, seules des cultures comparées pourraient résoudre cette question ; cependant la différence significative de la taille des grains de pollen parle en faveur d'un déterminisme génétique de ces variétés.

La plante nommée *Chlora sicula* Tin. a sans doute beaucoup d'affinités avec *Blackstonia grandiflora*. Nous n'avons malheureusement pas pu l'étudier sur le terrain et, par conséquent, nous n'avons pu déterminer son nombre chromosomique. Nous discuterons la place que ce taxon doit occuper dans les chapitres généraux consacrés au genre *Blackstonia* (voir p. 52).

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 11 populations.

En 1962, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce sur du matériel provenant du jardin botanique de l'Ariana (Tunisie).

Depuis lors, nous avons vérifié ces comptages sur du matériel d'autres provenances, Maroc en particulier (carte 1).

Sur plusieurs mitoses somatiques de pièces florales, nous avons compté $2n = 20$. Il y a deux chromosomes nettement plus allongés, les autres sont petits et trapus. Tous paraissent avoir une constriction médiane à submédiane mais celle-ci est peu prononcée (fig. 1 et 2, p. 47).

Aux stades de la diacinèse et de la prométaphase, ainsi qu'aux métaphases et anaphases I et II de la microsporogénèse, nous avons compté à plusieurs reprises $n = 10$ (photos 5 et 6, pl. II).

Il n'y a pas de différences cytologiques entre la variété récoltée dans le Rif et celle du Moyen et du Haut-Atlas.

Distribution géographique

Blackstonia grandiflora (Viv.) Pau paraît confiné actuellement à l'Afrique septentrionale (carte 1). Il est probable qu'à l'origine l'espèce occupait une aire de répartition beaucoup plus vaste, s'étendant de l'Afrique septentrionale à la Sicile, englobant les îles Baléares et la Sardaigne.

Les plantes de Sardaigne et des îles Baléares, étudiées en herbier, ont l'aspect des échantillons typiques de la variété *grandiflora*. Ceci laisse à supposer que l'espèce a subsisté à l'état de relique dans ces îles. Malheureusement, nos recherches sur le terrain furent infructueuses, et nous n'avons pas eu l'occasion de la retrouver en Sardaigne.

L'espèce qui s'était répandue et établie en Sicile est intéressante à plusieurs égards. Elle a été décrite sous le nom *Chlora sicula* Tin. Son



aspect et sa morphologie, étudiés malheureusement sur des échantillons d'herbier, nous permettent de la rapprocher des plantes récoltées par nous dans l'Atlas et de celles de Tlemcen (petits échantillons) qui sont conservées dans les herbiers de Montpellier et de Paris. Nous n'avons pu mesurer le pollen des échantillons de *Chlora sicula* conservés en herbier, car nous n'étions pas sûr d'obtenir des résultats comparables à ceux d'échantillons récents. Il semble bien que l'espèce *Blackstonia grandiflora*, que nous supposons primitive, ait subi une évolution graduelle, en donnant à la fois en Sicile et en Afrique du Nord, dans certaines conditions écologiques, des plantes grêles, uniflores à pauciflores, à corolles plus petites que celles du type. Les plantes du Rif correspondant à la var. *grandiflora* devraient être considérées, à notre avis, comme les plus anciennes, comme semble le prouver entre autres la taille de leurs grains de pollen¹ (diagramme comparatif, p. 51).

¹ La petitesse des grains de pollen paraît être un signe d'ancienneté dans un genre. Ce phénomène a été observé dans d'autres genres (NILSSON 1967 et 1968, et HUYNH 1968).

Ceci nous conduit à émettre l'hypothèse que les plantes de l'Atlas (var. *trimestris*), que nous avons étudiées, sont nées par variation clinale. D'autre part, nous pensons que le même phénomène s'est produit pour les plantes de Sicile, qui auraient évolué et se seraient différenciées après la rupture du pont Siculo-Tunisien; toutefois, l'impossibilité d'étudier du matériel vivant de Sicile et notamment de déterminer son nombre chromosomique ne nous permet pas d'en fournir la preuve.

Synonymie

Blackstonia grandiflora (Viv.) Pau

1924 Mem. soc. esp. hist. nat. XII, 361.

Basionyme :

Chlora grandiflora Viv.

1830 App. alt. fl. cors. prodr., 4.

Chlora perfoliata

1789 Poir. Voy. Barb. II, 158.

Chlora perfoliata var. *mascariensis*

1805 Desf. ex Pers. Syn. I, 418.

Chlora mascariensis

1840 Desf. ex Steud. Nomencl. Bot. ed. 2, I, 352.

Chlora perfoliata var. *grandiflora*

1839 Griseb. Gen. et sp. Gentian., 117.

Chlora sicula

1844 Tineo in Guss. Fl. Sic. Syn. II, 819.

Chlora perfoliata subsp. *grandiflora*

1882 Arc. Comp. fl. it. ed. 1, 475.

Seguiera perfoliata

1891 Ktze Revis. Gen. Pl. I, 430 ?

Chlora grandiflora var. *α hibernans*

1898 Murb. Contr. fl. nord-ouest Afr. II, 3.

Chlora grandiflora var. *β trimestris*

1898 Murb. Contr. fl. nord-ouest Afr. II, 3.

Chlora perfoliata var. *α typica* forma *sicula*

1902 Vaccari in Fiori et Paol. Fl. anal. It. II, 358.

Chlora grandiflora var. *sicula*

1908 Rouy Fl. Fr. X, 248.

Blackstonia imperfoliata (L. f.) Samp.

Introduction

C'est LINNÉ fil. qui a décrit pour la première fois cette espèce en 1781 sur du matériel provenant du sud de l'Italie.

Bien que la description de LINNÉ fil. ne soit pas très précise, les auteurs du XIX^e siècle l'ont appliquée à une plante méditerranéo-atlantique, dont les feuilles *oblongues ou oblongues lancéolées ne sont presque pas connées* et dont les *lobes calicinaux lancéolés* et relativement larges sont soudés à la base à peu près jusqu'au tiers de leur longueur. La figure (bien qu'un peu médiocre) que donne LAMARCK (Tabl. encycl., pl. 296, fig. 2) de son *Chloris dubia* se rapporte incontestablement à *Blackstonia imperfoliata*. Une excellente illustration de cette espèce se trouve en outre dans COSTE (1903). Des exsiccata représentatifs sont par exemple :

Chlora crenulata Salzmann in maritimis c. Tanger ;

Chlora sessilifolia Tanger Salzmann 1825 ;

Chlora imperfoliata Herb. J. Ball. F.R.S., Reliquiae Maroccae ex herb. Schousboe 95 (Coss.) Tanger, Augusto 1890.

En 1814, KOCH et ZIZ ont décrit de leur côté, d'après un échantillon de Salzmann trouvé près de Montpellier, une espèce « nouvelle » qu'ils baptisent *Chlora lanceolata*. Ils rapprochent celle-ci du *Chlora sessilifolia* Lois. = *Blackstonia imperfoliata*, tout en signalant que dans le *Chlora lanceolata*, les feuilles sont *perfoliées*, et non simplement sessiles « Quoad descriptionem *Chlora sessilifolia* Lois. suppl. nostrae *Chlorae lanceolatae* affinis est, sed huius folia sunt perfoliata, secundum totam latitudinem connata, nec sessilia tantum ». La figure 352 (pl. 209) de l'ouvrage de REICHENBACH (1825) représente le *Chlora lanceolata* de KOCH et ZIZ¹. A notre avis, cette figure correspond à *Blackstonia imperfoliata*. On remarquera en particulier la forme lancéolée des sépales, concrescents jusqu'au tiers de leur longueur et atteignant ou dépassant les pétales dans le bouton, et la forme oblongue-lancéolée des feuilles. Il est vrai que les feuilles sont légèrement connées à la base ; toutefois ce caractère offre une certaine variabilité chez *Blackstonia imperfoliata*.

Un dernier argument très fort en faveur de l'assimilation du *Chlora lanceolata* de KOCH au *Chlora imperfoliata*, est le fait que KOCH a reçu de Salzmann deux plantes de Montpellier : l'une est le *Chlora acuminata*, l'autre devrait être différente ; donc elle ne peut, par conséquent, guère être que le *Chlora imperfoliata*. Nous sommes enclin à établir la synonymie : *Chlora lanceolata* Koch et Ziz. = *Chlora imperfoliata* L. fil. C'est d'ailleurs ce qu'avait fait BOISSIER (1839-1845, p. 412).

¹ Dans le même ouvrage, la figure 598, pl. 412, représente également un *Chlora imperfoliata* L. fil. Elle est quelque peu différente de celle représentant *Chlora lanceolata*. Cependant, il s'agit, à notre avis, incontestablement de la même plante, car nous avons pu observer les mêmes différences morphologiques sur des plantes dans la nature.

Ayant observé d'autre part, dans le sud de l'Espagne, un *Chlora* quelque peu différent, BOISSIER, dans le même ouvrage, le décrit sous le nom de var. *serotina* nobis. La diagnose en est la suivante : « Minor, folia basi subconnata, laciniæ calycinae paulo profundius fissae. » BOISSIER met sa variété en synonymie avec le *Chlora serotina* de KOCH, dont une très bonne figure se trouve dans REICHENBACH (*op. cit.*, fig. 351, pl. 208). Autrement dit, BOISSIER subordonne le *Chlora serotina* (= dans la nomenclature d'aujourd'hui : *Blackstonia acuminata*) ou du moins, les populations de cette espèce croissant au sud de l'Espagne, à *Chlora imperfoliata*. Les auteurs postérieurs à BOISSIER ne l'ont pas suivi, et il en est résulté une assez grande confusion.

GRISEBACH (1839) distingue du *Chlora imperfoliata* L. f. une variété β *lanceolata* qui, selon lui, représente le *Chlora lanceolata* de KOCH et ZIZ. Il est probable que l'auteur s'est basé davantage sur le texte de KOCH et ZIZ (reproduit plus haut) que sur la figure de l'ouvrage de REICHENBACH.

WILLKOMM et LANGE (1870), de même, séparent du *Chlora imperfoliata* une var. *lanceolata* Koch ap. Rchb., qu'ils mettent en synonymie avec le *Chlora lanceolata* var. *serotina* de BOISSIER. Nous avons eu sous les yeux l'exsiccatum (Willkomm pl. exsicc. N° 894) que citent les auteurs du Prodrome de la flore espagnole. Or, celui-ci représente incontestablement un *Blackstonia acuminata* et non un *Blackstonia imperfoliata*. Nous sommes même enclin à préciser qu'il s'agit d'une forme diploïde du *Blackstonia acuminata* (voir p. 34).

MARIZ (1899), dans son catalogue de la flore du Portugal, procède de la même manière, mettant lui aussi en synonymie la var. *serotina* Boiss. du *Chlora lanceolata* avec le *Chlora lanceolata* de KOCH, et cela contrairement à l'opinion de BOISSIER.

Au Portugal, comme nous avons pu nous en rendre compte lors d'un voyage d'étude effectué en 1966, le véritable *Blackstonia imperfoliata* est très rare, sinon absent, et les plantes que nous avons rencontrées en plusieurs des stations où MARIZ cite le *Chlora imperfoliata*, appartiennent en réalité à *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz.) Domin. Nous avons vu, au Museum de Paris, un seul échantillon du vrai *Blackstonia imperfoliata* venant du Portugal. Il s'agit de J. Daveau N° 1292 (Costa de Caparica, juin-juillet 1886, Alemtejo littoral). Or, cet échantillon est rapporté par MARIZ (*op. cit.*, p. 183) à la var. β *lanceolata*. Nous avons donc l'impression qu'au Portugal le nom de *Chlora imperfoliata* est appliqué à *Blackstonia acuminata* et celui de var. *lanceolata* à *Blackstonia imperfoliata* !

Enfin, DOMIN (1933), dans sa monographie du genre *Blackstonia* (qui se rapporte principalement aux taxons de Tchécoslovaquie), distingue, lui aussi, du *Blackstonia imperfoliata* une variété *lanceolata* qui, à notre avis, correspond à *Blackstonia acuminata* (du moins aux populations diploïdes de cette espèce, voir ci-dessous). La synonymie qu'il donne de cette variété est en partie inexacte, du moins si l'on admet notre interprétation du *Chlora lanceolata* de KOCH.

De ce long préambule, il nous paraît possible de tirer les conclusions suivantes :

- 1° Le *Chlora lanceolata* Koch et Ziz correspond au *Blackstonia imperfoliata* (L. f.) Samp., comme le prouve la figure 352 (apud REICHENBACH). Nous nous rallions sur ce point à l'opinion de BOISSIER.
- 2° La plante du sud de l'Espagne que BOISSIER a baptisée var. *serotina* et qui diffère du *Chlora imperfoliata* par des feuilles à base subconnée et par des lobes calicinaux plus profondément divisés, se rapporte à *Blackstonia acuminata* (très probablement à la sippe diploïde de ce taxon), comme le prouve l'examen de l'échantillon N° 894 de WILLKOMM.

Dans la suite de cet exposé, nous traiterons du *Blackstonia imperfoliata* sensu stricto, c'est-à-dire à l'exclusion de la var. *serotina* Boiss. = *lanceolata* (Koch et Ziz) Domin.

L'examen de nombreuses populations vivantes et du matériel d'herbier montre que le *Blackstonia imperfoliata* (sensu stricto) est une espèce très caractéristique et assez peu variable. Les variations portent comme dans tous les *Blackstonia* sur la hauteur de la plante et le nombre des fleurs, et sont probablement d'ordre phénotypique. Les feuilles caulinaires moyennes sont en général libres à la base ; toutefois, elles peuvent être soudées entre elles sur une hauteur de quelques millimètres.

Du *Blackstonia acuminata* et « a fortiori » du *Blackstonia perfoliata*, il diffère par la forme lancéolée des sépales qui sont soudés à la base, à peu près jusqu'au tiers de leur longueur (photos 9, 10 et 11, pl. IV) ; par les feuilles caulinaires (trois premières paires) oblongues ou oblongues lancéolées, qui ne sont pas ou à peine connées.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 12 populations.

En 1962, nous avons rapporté pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce à partir d'un comptage fait sur du matériel qui nous avait été envoyé de Rouen. Depuis lors, nous avons eu l'occasion de vérifier ce nombre sur des comptages de plusieurs autres provenances (carte 2).

Sur plusieurs mitoses somatiques de pièce florale, nous avons compté $2n = 20$ (fig. 3, p. 47). Il y a deux chromosomes nettement plus allongés, les autres sont petits et trapus. Tous paraissent avoir une constriction médiane à submédiane mais celle-ci est peu prononcée. Aux métaphases et anaphases I et II, nous avons compté à plusieurs reprises $n = 10$ (photos in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 85, 1962, pl. V).

Distribution géographique

L'aire de répartition de cette espèce comprend le Bassin méditerranéen et s'étend le long des côtes atlantiques. Au Portugal, comme nous



l'avons vu ci-dessous, la plante paraît très rare. En France, elle s'étend jusqu'à la Bretagne. Cette expansion, le long des côtes atlantiques, dépend sans doute d'un climat égal et d'un haut degré d'humidité atmosphérique.

Ecologie

D'après BRAUN-BLANQUET (1952), *Blackstonia imperfoliata* (L. f.) Samp. est caractéristique de l'alliance *Plantaginion crassifoliae* Br.-Bl. (1931) avec *Centaurium tenuiflorum* (Hoffm. et Link) Fritsch ap. Janchen, *Linum maritimum* L. et *Orchis fragrans* Poll. Elle forme « des pelouses assez denses sur sol sablonneux et friable en arrière des dunes littorales, se desséchant en été, riche en carbonates (nombreux restes de mollusques), contenant des traces de chlorure de sodium ».

« En Italie, cette alliance a été relevée sur la côte adriatique, en Espagne, à l'embouchure du Llobregat et de l'Ebre, dans les provinces de Valence et de Tolède et dans les steppes de l'Ebre. »

Nous avons rencontré cette espèce dans l'association *Holoschoenetum romani* Br.-Bl. (1931), à Maguelone, la Tour de Castellás (France) et à Casas de Gaona (Espagne). Cette association s'étend dans les dépressions entre les dunes, sur un sol sablonneux assez sec, riche en carbonate de calcium (env. 30 %). Elle forme une prairie assez serrée de hauts juncs (60-80 cm) à tiges dures, non broutées par les animaux.

Enfin, nous avons observé cette espèce dans la sous-association *Schoenetoplaginetum crassifoliae plantaginetosum* Br.-Bl., à l'Espi-quette, à l'Estelle et aux Aresquiers (France).

Notons que plusieurs espèces de l'association *Schoeneto plantaginetum crassifoliae* figurent parmi les compagnes de l'association *Agrosti-deto-ageretum*, dont *Blackstonia acuminata* est une espèce caractéristique.

Synonymie

Blackstonia imperfoliata (L. f.) Samp.

1913 Lista esp. herb. port., 105.

Basionyme :

Chlora imperfoliata L. f.

1781 Suppl., 218.

Chloris dubia

1793 Lamk. Tabl. encycl. II, 434.

Chlora sessilifolia

1796 Pourr. El. pl. hort. reg. matrit., 9.

Chlora lanceolata

1814 Koch et Ziz Cat. pl. palat., 20.

Chlora crenulata

1839 Salzmann. ex Griseb. Gen. et sp. Gentian., 118.

Chlora affinis

1847 Willkomm in Bot. Zeit. V, 874.

Seguiera imperfoliata

1891 Ktze Revis. Gen. Pl. I, 430.

Chlora imperfoliata (L. f.) var. β *lanceolata*

1899 Mariz Boll. Soc. Brot. XVI, 183.

***Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin.**

Introduction

La description du *Chlora acuminata* remonte à KOCH et ZIZ (1814), qui se sont basés sur une plante récoltée par Salzmann dans les environs de Montpellier. Par la suite, KOCH (apud REICHENBACH) décrivit son *Chlora serotina* sur un exemplaire de Swetzingen (cl. Schimper). L'auteur

ajoute que des échantillons de Suisse et une plante de Crète (Perivoglia) se rapportent fort probablement au même taxon. Pour KOCH, le *Chlora serotina* se distingue avant tout du *Chlora acuminata* à sa teinte glauque et aux lobes de la corolle ovales-aigus (et non elliptiques acuminés).

Parmi les auteurs postérieurs, les uns (GRISEBACH, WILLKOMM et LANGE, etc.) ont subordonné ces deux taxons à *Chlora perfoliata*, à titre de variétés distinctes. D'autres (par exemple GRENIER et GODRON) les ont mis en synonymie, adoptant pour l'espèce le nom de *Chlora serotina*. D'autres encore (tels ROUY et FOUCAUD) les ont mis en synonymie tout en les subordonnant à *Chlora perfoliata*, à titre de sous-espèce (ssp. *serotina* Koch).

DOMIN (1933), auteur de la plus récente revision du genre *Blackstonia*, met en synonymie les *Chlora acuminata* et *serotina* sous le binôme : *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin. KUNZ (1960) se rallie au même point de vue. Il semble bien, en effet, que les caractères utilisés par KOCH (glauescence plus ou moins prononcée de la plante et forme des pétales) soient des caractères individuels, à moins qu'ils ne soient le résultat d'une accommodation. Ils n'ont donc qu'une très faible importance systématique. Nos observations en nature confirment ce point de vue.

Bien que nous ayons mis en évidence à l'intérieur du *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin, deux « races chromosomiques » (voir ci-dessous), celles-ci se distinguent avant tout par des critères quantitatifs (photos 7 et 8, pl. III, 9 et 11, pl. IV, et in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. II), étrangers à ceux utilisés par KOCH pour séparer les *Chlora serotina* et *acuminata*, de sorte qu'il nous paraîtrait inadéquat d'appliquer à l'une de nos races l'un ou l'autre des binômes créés par KOCH (voir p. 25).

Si nous partageons le point de vue de DOMIN (*op. cit.*) et de KUNZ (*op. cit.*), selon lequel *Blackstonia acuminata* et *Blackstonia serotina* ne représentent qu'un seul et même taxon, rappelons toutefois qu'en vertu des arguments exposés ci-dessus (voir *Blackstonia imperfoliata*), nous incluons dans l'espèce *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin la var. *lanceolata*, que divers auteurs ont rattachée au *Chlora imperfoliata* et qui représente, selon toute vraisemblance, la race diploïde du *Blackstonia acuminata*.

Ainsi qu'on vient de le voir, le *Blackstonia acuminata* a été souvent rattaché, à titre de variété ou de sous-espèce, au *Blackstonia perfoliata*; par contre BOISSIER le réunit au *Blackstonia imperfoliata*. Cela n'a rien de très surprenant. En Europe centrale, où n'existe pas le *Blackstonia imperfoliata*, il peut y avoir une certaine convergence d'allure et de port entre les *Blackstonia perfoliata* et *acuminata*. BOISSIER par contre, qui a herborisé surtout dans les pays méditerranéens et au Proche-Orient, a dû rencontrer des individus de la race diploïde du *Blackstonia acuminata* qui, nous devons bien en convenir, sont parfois bien proches du *Blackstonia imperfoliata*, encore qu'on puisse les en distinguer avec quelque habitude.

Sans douter du rang spécifique du *Blackstonia acuminata*, à l'appui duquel KUNZ (1960) a fourni quelques arguments de plus, nous ferons observer que *Blackstonia acuminata*, au point de vue morphologique, occupe une position intermédiaire entre les *Blackstonia imperfoliata* et *perfoliata* (voir ci-dessous la clé de détermination, photos 10, pl. IV, 13 et 14, pl. V, et in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. 1).

DOMIN (1933) a divisé cette espèce en quatre variétés :

- a) var. *viridis* Domin,
- b) var. *serotina* (Koch) Domin,
- c) var. *aestiva* (K. Maly) Domin,
- d) var. *fallax* Domin.

Selon KUNZ (*op. cit.*) qui ne peut se prononcer définitivement à ce sujet, il ne s'agirait, d'après les descriptions, que de variations individuelles sans grande importance («*vermutlich lediglich unbedeutungslose individuelle Varianten*»). Nous sommes enclin à partager l'opinion de KUNZ au sujet des variétés *a*, *b* et *d*, mais non pour la variété *c* (voir ci-dessous).

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 4 populations diploïdes et 41 populations tétraploïdes.

En 1962, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique $n = 20$ (fig. 6, p. 47) chez cette espèce sur des plantes issues de graines qui nous avaient été envoyées des jardins botaniques de Coïmbre et de Porto¹. En 1966, nous avons confirmé ce résultat sur des plantes que nous avons récoltées et fixées en nature. Nous avons mis en évidence également une «*race*» diploïde ($n = 10$) (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. II) sur du matériel de Grèce. Depuis lors, nous avons eu l'occasion d'examiner du matériel de beaucoup d'autres provenances.

Les chromosomes des deux «*rac*es» sont assez analogues. Ils ont tous une constriction médiane à submédiane. Le caryotype des diploïdes contient deux chromosomes plus grands, celui des tétraploïdes paraît en contenir quatre (fig. 4 et 5, p. 47). La méiose des tétraploïdes semble toujours régulière. Nous n'avons pas observé de multivalents.

De cette étude cytologique, on peut tirer la conclusion qu'il existe au moins deux races de *Blackstonia acuminata* :

- 1^o l'une typiquement méditerranéenne et assez peu répandue, qui ne paraît pas s'étendre au-delà du 40^e degré de latitude nord :
- 2^o l'autre tétraploïde, beaucoup plus fréquente, dont l'aire de répartition englobe celle de la race diploïde et en outre s'étend au centre et au nord de l'Europe (carte 3).

¹ A noter que les sachets de graines portaient le nom : *Chlora imperfoliata* !



Les populations diploïdes que nous avons rencontrées en Grèce, Italie du Sud et Espagne semblent correspondre exactement à la description de la variété *aestiva* (K. Maly) Domin = *Blackstonia serotina* f. *aestiva* K. Maly = *Blackstonia serotina* f. *aestivalis* (K. Maly) Janchen : « *Glauca, aestivalis, foliis rosularibus florendi tempore plerumque vigentibus, antheris filamentis saepe fere dimidio brevioribus.* » D'autre part, après avoir comparé nos exsiccata diploïdes avec le type de la variété *serotina* de BOISSIER du *Chlora lanceolata* Koch, nous sommes convaincu qu'il s'agit du même taxon. La description, bien que moins complète que celle de MALY, correspond également à nos plantes. En effet, nos individus diploïdes se distinguent des échantillons tétra-ploïdes par leur port plus grêle, la présence à l'anthèse d'une rosette de feuilles basales, les feuilles caulinaires plus étroites, une inflorescence plus lâche, des fleurs plus petites, des anthères de moitié plus courtes que leur filet. D'autre part, JANCHEN (1920) fait remarquer « *Dieselbe (Blackstonia serotina f. aestivalis) ist wahrscheinlich im Mittelmeer-gebiet recht verbreitet.* »

Nous n'avons jamais pu examiner le type de la variété de MALY malgré de très nombreuses, mais vaines recherches entreprises dans différents herbiers. Cependant, nous n'hésitons pas à considérer également le *Blackstonia serotina* f. *aestiva* K. Maly (1908) comme représentant la race diploïde.

La race tétraploïde semble englober les trois autres variétés *viridis* Domin, *serotina* (Koch) Domin et *fallax* Domin. Les différences morphologiques qui séparent ces variétés sont peu importantes et sont comprises dans l'amplitude de variation de la race.

Morphologie comparée des races diploïdes et tétraploïdes

Généralement, il n'est pas très facile de distinguer *Blackstonia acuminata* diploïde de *Blackstonia acuminata* tétraploïde, même lorsqu'on est en présence d'exemplaires vivants et fleuris.

Il faut toujours garder présent à l'esprit que *Blackstonia acuminata* n'échappe pas à un certain polymorphisme dû à l'écologie. Ces fluctuations se rencontrent à l'intérieur des races, si bien que, statistiquement parlant, certaines distributions restent quelque peu irrégulières. Nos moyennes nous paraissent toutefois suffisamment démonstratives ayant été calculées sur des séries importantes représentant plusieurs populations. Leur comparaison, selon les tests habituels, nous a montré qu'elles différaient, statistiquement, de façon significative.

Nos observations sont résumées dans le tableau I.

TABLEAU I
Blackstonia acuminata
 Principaux caractères distinctifs des deux races

	<i>diploïde</i>	<i>tétraploïde</i>
Inflorescence		
Corolle	cyme bipare, lâche jaune-citrin	cyme bipare, dense jaune d'or
Pétales (dimension) (forme)	6,5 - 8,6 ($\pm 1,3$) - 11 mm ovales, aigus	8 - 10,7 ($\pm 1,3$) - 13 mm ovales, obtus
Anthères (longueur)	0,4 - 1,3 ($\pm 0,4$) - 2 mm	1 - 1,8 ($\pm 0,5$) - 3,2 mm
Étamines (longueur)	2,6 - 3,8 ($\pm 0,5$) - 4,4 mm	2,8 - 4,2 ($\pm 0,5$) - 5,2 mm
Rapport longueur étamine longueur anthère	2,9	2,2
Diamètre des grains de pollen	21,3 μ $\pm$ 1,7 μ	24,3 μ $\pm$ 1,8 μ
Sépales	acuminés, discrètement trinervés	acuminés, nettement trinervés
Tige	grêle, divisée le plus souvent dès la base	assez robuste, divisée le plus souvent dès le milieu.
Feuilles (longueur)	11,3 mm	15,9 mm
(largeur)	5,7 mm	8,4 mm
(Valeurs les plus fréquentes)		

Type biologique

La race diploïde est un taxon annuel. Son cycle végétatif s'achève en quelques mois. Elle doit donc être considérée comme un thérophyte.

La race tétraploïde est une espèce bisannuelle ou mieux encore une annuelle d'hiver. Son cycle végétatif débute généralement à l'automne ; il se forme une rosette qui passera l'hiver et ne donnera une plante fleurie que l'année suivante. Cependant, lorsque l'espèce croît dans des contrées chaudes, en particulier dans l'aire du taxon diploïde, elle peut achever son cycle végétatif en une saison.

Distribution géographique

L'aire de répartition de la race diploïde semble se limiter au Bassin méditerranéen : Espagne, Italie du Sud, Grèce. Elle ne paraît pas s'étendre au-delà du 40^e degré de latitude nord.

L'aire de répartition de la race tétraploïde est très vaste. Non seulement elle couvre la région méditerranéenne, mais elle s'étend au centre de l'Europe et sa limite septentrionale semble se situer aux Pays-Bas (cf. KUNZ, *op. cit.*).

Vers l'est, elle s'étend jusqu'en Hongrie, en Tchécoslovaquie et en Roumanie.

Ecologie

Nous commencerons par celle de la race diploïde. Les trois populations que nous avons pu étudier sur le terrain ne nous permettent pas de tirer des conclusions. Chaque endroit avait ses caractères propres.

A Moraleda de Zafayona (Espagne), elle poussait sur les alluvions récentes du rio Alhama.

Au Passo di Ropola (Italie), elle se développait sur un terrain marneux, très humide, parmi quelques genêts d'Espagne. Elle avait pour compagne *Blackstonia perfoliata* diploïde et *Centaurium minus* tétraploïde.

A Lala (Grèce), nous l'avons rencontrée au bord de la route, couvrant un talus suintant argilo-marneux. Elle croissait en compagnie de *Centaurium spicatum*. Quelques pins d'Halep dominaient cette station et lui apportaient une ombre clairsemée.

Nous avons retrouvé quelques données sur l'écologie de la race tétraploïde dans la bibliographie. Les auteurs qui ont étudié l'écologie de *Blackstonia acuminata* n'ont pas fait la distinction entre les deux races mais, étant donné la rareté de la race diploïde, leurs données se rapportent selon toute probabilité à la race tétraploïde. BRAUN-BLANQUET la considère comme caractéristique de l'association *Agrostidetum Ageretum* Br.-Bl. avec *Cichorium pumilum* Jacq., *Achillea ageratum* L., *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch et *Juncus striatus* Schoubs. Il y a parmi les caractéristiques de l'alliance *Deschampsion mediae* dont fait

partie l'association : *Trifolium lappaceum* L., *Lotus tenuis* Kit. et *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce.

En Europe centrale, OBERDORFER (1962) la signale comme caractéristique de l'*Erythraeo-Blackstonietum* faisant partie de l'alliance *Nanocyperion*. ROBYNS (1956) rapporte deux travaux : celui de W. H. DIEMONT, G. SISSINGH et V. WESTHOFF (1940) qui mentionne dans une étude de l'alliance *Nanocyperion flavescentis* en Hollande *Blackstonia serotina* comme compagne du *Centaurieto-Saginetum moniliformis*, sous-association à *Samolus Valerandi* L. Ces auteurs n'excluent d'ailleurs pas la possibilité de considérer *Blackstonia serotina* comme caractéristique de la sous-association. L'autre travail est celui de Th. WEEVERS (1940) qui mentionne *Blackstonia serotina* comme élément du *Nanocyperion* dans un relevé fait au « Groene Strand » sur l'île de Voorne.

Les différentes stations où nous avons étudié la race tétraploïde n'offrent que peu de points communs. La nature du sol est extrêmement variable ; il s'agit souvent de terrains sablonneux, d'alluvions récentes, de schistes, etc., mais le plus souvent il y a des bancs de calcaire à proximité.

Ces terrains sont presque toujours humides, irrigués le plus souvent par une source voisine, peu importante, laissant sourdre un mince filet d'eau. Parfois, ils sont asséchés une partie de l'année.

Au Portugal, la plante croît tantôt en terrains humides, marécageux, tantôt en des lieux incultes au bord des routes ; ces localités sont souvent très humides. Dans ce pays, nous avons l'impression que son écologie se rapproche beaucoup de celle de *Blackstonia imperfoliata* (L. f.) Samp.

Dans le sud de l'Espagne, *Blackstonia acuminata* croissait souvent sur des roches schisteuses suintantes, ou des talus argilo-calcaires desséchés une partie de l'année. La station de Taltahull, dans le nord de l'Espagne, est sur sol argilo-marneux très humide.

Dans le sud de la France, nous l'avons surtout rencontré dans les alluvions de la Durance, sur sol sablonneux très humide, et à l'Estelle, près de Montpellier, dans une prairie maritime.

En Italie, il prospère dans des endroits très variés : Forum romain à Pompéi, rochers schisteux suintants, terrains incultes très arides, talus bordant l'autoroute du soleil où il fait figure d'espèce pionnière.

En Grèce, il se développait dans des prairies marécageuses en compagnie des *Centaureum spicatum* et *minus*.

D'une façon générale, *Blackstonia acuminata* est une espèce qui ne se développe abondamment qu'en des lieux humides qui peuvent s'assécher temporairement, mais toujours après la période de fructification.

En résumé, il ne semble pas qu'il y ait de différence écologique entre une population diploïde ou tétraploïde.

Discussion sur la taxonomie et la nomenclature

De ce qui précède, nous pouvons conclure que les races diploïdes et tétraploïdes de *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin représentent deux taxons distincts. Quel statut convient-il de leur donner ? Certes,

les différences morphologiques qui les séparent sont relativement faibles et d'ordre surtout quantitatif. Mais elles sont plus nettes que celles qui distinguent, dans la flore d'Europe, nombre de « races chromosomiques » et, avec un peu d'habitude, on peut reconnaître sur le terrain une population diploïde d'une population tétraploïde. Du moment que ces races n'ont pas la même distribution et ne sont que partiellement sympatriques, il nous paraît convenable de leur donner le statut de sous-espèces. C'est ainsi par exemple qu'a procédé FAVARGER (1964) avec les *Erysimum helveticum* octoploïde et *montosicolum* tétraploïde, dont la ressemblance morphologique est parfois assez grande, mais dont les aires sont en grande partie distinctes.

Le taxon diploïde, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, possède une aire disjointe ; il est peu répandu et offre un caractère plus ou moins relictuel en Méditerranée. Il n'y a guère de doute qu'il représente le taxon le plus ancien.

La genèse du taxon tétraploïde est difficile à préciser. La présence de quatre chromosomes plus grands dans le taxon tétraploïde, alors qu'il n'y en a que deux dans le taxon diploïde, pourrait faire penser à une autopolyploïdie. Toutefois, nous n'avons pas observé de multivalents à la méiose du tétraploïde. D'autre part, le taxon diploïde occupe une région où le taxon diploïde de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. croît également. Ce dernier possède un caryotype assez voisin. On pourrait donc expliquer l'origine du *Blackstonia acuminata* tétraploïde par allopolyploïdie, à partir des deux races diploïdes (*Blackstonia acuminata* et *Blackstonia perfoliata* à $n = 10$). Mais une telle hypothèse s'appliquerait également à la naissance du *Blackstonia perfoliata* tétraploïde ; dès lors, il n'est pas vraisemblable qu'un même croisement ait pu donner lieu à deux taxons morphologiquement distincts. Au surplus, *Blackstonia acuminata* tétraploïde ressemble plus au *Blackstonia acuminata* diploïde qu'au *Blackstonia perfoliata*.

Une autre hypothèse nous paraît devoir être envisagée ; le *Blackstonia acuminata* tétraploïde serait né par allopolyploïdie entre le *Blackstonia acuminata* diploïde et le *Blackstonia imperfoliata* (qui est également diploïde, voir ci-dessus). Nous avons souligné dans notre introduction à quel point les taxons *Blackstonia imperfoliata* et *acuminata* étaient proches. BOISSIER, excellent connaisseur de la flore d'Espagne, n'hésite pas à subordonner sa var. *serotina* (= *Blackstonia acuminata*) au *Chlora lanceolata* (= *Blackstonia imperfoliata*). Nous avons vu également que les auteurs portugais appliquaient le nom de *Chlora imperfoliata* L. f. à des plantes que nous rapportons sans hésiter au *Blackstonia acuminata*. Jusqu'à plus ample informé, nous considérons cette hypothèse comme assez vraisemblable, bien qu'une origine par autopolyploïdie du *Blackstonia acuminata* tétraploïde ne soit pas exclue. Remarquons toutefois à ce propos que le volume moyen des grains de pollen de la race tétraploïde n'est pas double de celui de la race diploïde (Rapport 1 : 1,3).

Seules des expériences de croisement pourraient apporter quelque lumière à ce problème ; malheureusement, tous les essais de croisement

que nous avons tenté ont échoué. La culture des *Blackstonia* sur plusieurs générations offre sous notre climat d'assez grandes difficultés en raison du caractère relativement sténioïque de ces plantes, surtout vis-à-vis des conditions d'humidité ambiante. Aussi n'avons-nous jamais réussi à récolter les graines des plantes fécondées artificiellement.

Au point de vue de la nomenclature, nous soulignerons les points suivants : la sous-espèce tétraploïde correspond, selon toute vraisemblance, au type de l'espèce. D'une part en effet, elle a été récoltée par Salzmann aux environs de Montpellier, et dans le Midi de la France, nous n'avons jamais trouvé de race diploïde de cette espèce. En revanche, nous avons récolté récemment à l'Estelle, près de Montpellier, un échantillon typique de la race tétraploïde. Le taxon diploïde, d'autre part, correspond à la fois au type de la variété *serotina* Boiss. du *Chlora lanceolata* Koch et Ziz que nous avons vu à Genève, et à la forma *aestiva* Maly, d'après la description de cet auteur.

Dès lors, la « race tétraploïde » doit porter le nom de *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin ssp. *acuminata*. Quant à la race diploïde, elle devrait porter l'épithète la plus ancienne, à savoir ssp. *serotina* (Boiss.) Zeltner. Toutefois, l'épithète *serotina* nous paraît un *nomen confusum*, du moment qu'elle a été appliquée par KOCH à une espèce qui, par la suite, a été identifiée avec *Blackstonia acuminata*. On ne peut donc attribuer à une sous-espèce différant du type, une épithète figurant dans la synonymie de l'espèce. Force nous est, par conséquent, d'utiliser l'épithète de MALY en élevant la f. *aestiva* au rang de sous-espèce. La race diploïde s'appellera donc :

Blackstonia acuminata ssp. *aestiva* (K. Maly) Zeltner, comb. nov.
basionyme *Blackstonia serotina* f. *aestiva* K. Maly, Mag. Bot. Lapok 7 : 226, 1908.

Lectotypus in herbario neocomensi. Lala (Péloponnèse) Leg. Zeltner N° 131. 20, VII, 1964.

Description nouvelle

Blackstonia acuminata ssp. *aestiva* (K. Maly) Zeltner

Planta valde glauca, aestivalis jam infra medium di-trichotoma, ramis erectis gracilibus ; foliis rosularibus florendi tempore plerumque vigentibus, caulinis ovatis, lanceolatis acutis parum connatis (vix perfoliatis) ; floribus cymoso-paniculatis, pallide citrinis ; corollis parvis ; petalis acutiusculis ; antheris filamentis saepe fere dimidio brevioribus ; calycis laciniis basi ad quartam partem connatis, lineari-lanceolatis acuminatis, obscure trinerviis. Capsula globosa.

Numerus chromosomatum $n = 10$.

In locis humidis uliginosis et salsuginosis, aridis, vel arenosis humidis regionis mediterraneae habitat.

Blackstonia acuminata ssp. *acuminata*

Planta valde glauca, annua plerumque bisannua, caulis saepius apice di-trichotomo ; foliis caulinis ovatis lanceolatis perfoliatis ; floribus cymoso-paniculatis vel cymoso-corymbosis, dense flavis ; petalis ovatis ; antheris filamentis aequilongis ; calycis laciniis basi ad quartam partem connatis, lineari-lanceolatis longe acuminatis, distinctius trinerviis. Capsula globosa.

Numerus chromosomatum $n = 20$.

In locis humidis et salsuginosis vel arenosis humidis regionis mediterraneae et atlanticae et Europae centralis habitat.

Synonymie

Blackstonia acuminata ssp. *aestiva* (K. Maly) Zeltner.

Basionyme :

Blackstonia serotina f. *aestiva* K. Maly
1908 Mag. Bot. Lapok VII, 226.

Chlora lanceolata var. *serotina*
1839 Boiss. Voy. Bot. Esp. II, 412.

Chlora imperfoliata var. *lanceolata*
1845 Griseb. in DC. Prodr. IX, 70.

Blackstonia serotina f. *aestivalis*
1920 « K. Maly » Janchen in Oesterr. Bot. Zeitschr. LXIX, 230.

Blackstonia perfoliata subspec. *serotina* f. *aestivalis*
1927 « K. Maly » Hegi Ill. Fl. M.-Eur. V/3, 1967.

Blackstonia serotina var. *aestiva*
1930 Hayek Prodr. Fl. penins. Bale. II, 425.

Blackstonia acuminata (Koch et Ziz) f. *aestiva*
1933 Domin in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 25-26.

Synonymie

Blackstonia acuminata ssp. *acuminata*.

Blackstonia acuminata (Koch et Ziz) Domin
1933 Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 25-26.

Basionyme :

Chlora acuminata Koch et Ziz
1814 Cat. pl. palat., 20.

Chlora serotina

1825 Koch in Reichb. Ic. bot. III, 6, t. 208.

Chlora perfoliata var. *pusilla*

1828 Gaud. Fl. helv. III, 18.

Chlora perfoliata var. *sessilifolia*

1839 Griseb. Gen. et sp. Gentian., 117.

Chlora perfoliata var. *acuminata*

1845 Griseb. in DC. Prodr. IX, 69.

Chlora perfoliata β *serotina*

1876 Ces. Pass. et Gib. Comp. fl. it., 393.

Chlora perfoliata subsp. *serotina*

1882 Arc. Comp. fl. it. ed. 1, 475.

Blackstonia serotina

1892 Beck Fl. Nieder-Oesterr. II, 934.

Blackstonia perfoliata subspec. *serotina*

1914 Vollmann Flora von Bayern, 594.

Blackstonia acuminata var. *viridis*

1933 Domin. in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 26.

Blackstonia acuminata var. *serotina*

1933 Domin in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 26.

Blackstonia acuminata var. *fallax*

1933 Domin in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 26.

***Blackstonia perfoliata* (L.) Huds.**

Introduction

Cette espèce, très polymorphe, possède l'aire de répartition la plus vaste du genre.

Son polymorphisme très accusé lui a valu d'être démembrée ou divisée en plusieurs taxons spécifiques ou infraspécifiques, sur la valeur desquels il est extrêmement difficile de se prononcer.

C'est ainsi qu'en 1831, TENORE décrit une espèce voisine, *Chlora intermedia*, récoltée dans la région de Naples.

DOMIN (1933) subordonne le *Chlora intermedia* de TENORE à titre de variété à *Blackstonia perfoliata*, alors que ROBYNS (1956) ne le considère que « comme une simple forme, vu qu'un seul caractère quantitatif le différencie de l'espèce ».

DOMIN (1933) par voie de conséquence décrit la variété *genuina* qui correspond au type. Il subdivise cette variété en deux formes : *ternata* B. Longo et *debilis* Domin. Cette dernière est considérée par ROBYNS (1956) comme « une forme écologique stationnelle ».

En Espagne, LANGE (1860) individualise une variété β *compacta* : « *humilis internodiis, brevibus, foliis vix longioribus, cyma dense congesta* ».

BORBAS (1894), sur des plantes de Yougoslavie, décrit une variété *flanatica* qui se distingue de *Chlora perfoliata* L. « *foliis basi inferiore haud sagittatis, magis glaucis, corollae lobis magis acutis angustioribus* ». Cette variété est mise en synonymie par DOMIN avec la var. *intermedia* (Tenore) Domin.

DAVIDOFF (1915) reconnaît une autre variété : *fontana* pour la région des Balkans. « *A collo ramosa. Pedicelli elongati, 4-7 cm longi. Calycis laciniae corollam subaequant 2-3 nerviae.* »

En 1932, LINDBERG, dans « *Itinera mediterranea* », décrit une variété *longidens* : « *Corolla aurea 14-15 mm longa, dentes calycis angustissimae, 11-12 mm longae* », à laquelle il subordonne une forme *ochroleuca* : « *corolla ochroleuca (nec aurea ut in typo), 14 mm longa, dentes calycis angustissimae 11 mm longae* » ; variété et forme seraient propres au Maroc. En effet, nous avons récolté cette variété au Maroc ainsi qu'au sud de l'Espagne.

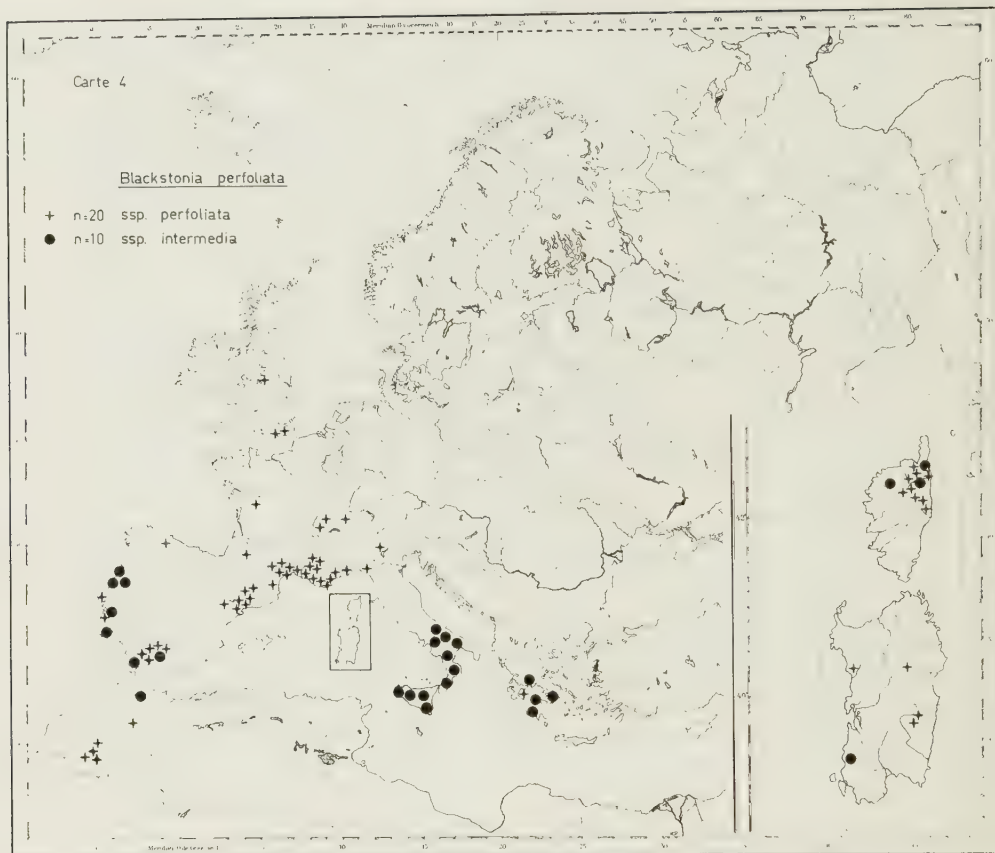
De plus, BOISSIER (1852) décrit une espèce très voisine, *Chlora citrina*, récoltée par REUTER, en juillet 1849 dans la vallée du Darro, aux environs de Grenade.

Ce bref aperçu nous fait entrevoir la complexité du problème posé par cette espèce. Nous avons cherché, en nous basant plus particulièrement sur l'étude cytologique de nombreuses populations, à mettre un peu d'ordre dans ce maquis et à distinguer des unités naturelles fondées sur des caractères stables et constants.

Recherches cytologiques

En 1940, MAUDE avait publié pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce, à savoir $2n = 44$ sur du matériel de Grande-Bretagne. En 1961 et 1962, nous avons repris l'étude chromosomique du *Blackstonia perfoliata* et nous avons compté avec précision, sur du matériel de plusieurs provenances, $n = 20$ et $2n = 40$ (ZELTNER 1961, 1962). Depuis lors, nous avons eu l'occasion d'étudier beaucoup d'autres populations, y compris trois populations de Grande-Bretagne, et nous avons toujours pu confirmer notre résultat antérieur $n = 20$, $2n = 40$. Le nombre chromosomique publié par MAUDE nous paraît donc erroné (voir p. 47).

D'autre part, lors d'un voyage en Grèce (1964), nous avons trouvé des populations diploïdes ($n = 10$ (photo 12, pl. IV), $2n = 20$) (ZELTNER 1966). De nombreux autres comptages sur du matériel de la côte atlantique (Portugal) et d'autres régions méditerranéennes nous ont permis de confirmer ce dernier résultat. Au total, nos numérations chromosomiques ont porté sur 106 populations de *Blackstonia perfoliata*, dont 34 pour la race diploïde et 72 pour la race tétraploïde.



Les chromosomes des deux races sont assez analogues. Ils se présentent comme dans l'espèce voisine *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin (fig. 7 et 8, p. 47).

De ces observations, nous pouvons conclure que l'espèce *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. présente deux races chromosomiques :

1° l'une diploïde, répandue en Méditerranée et le long de la côte atlantique (sud du Portugal) et ne paraissant pas s'étendre au-delà du 43^e degré de latitude nord ;

2° l'autre tétraploïde, qui occupe une aire de répartition beaucoup plus vaste, englobant partiellement celle de la race diploïde (à l'exception, semble-t-il, de l'Italie du Sud et de la Sicile, où nous ne l'avons jamais observée et où elle paraît être remplacée par la race diploïde) et s'étendant au centre et au nord de l'Europe (carte 4).

Nous passerons tout d'abord en revue les caractères morphologiques et biométriques qui permettent de distinguer ces deux races, puis nous nous efforcerons de résoudre le problème taxonomique et celui que pose la nomenclature.

Morphologie comparée des races diploïdes et tétraploïdes

Comme chez *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin, il n'est pas toujours facile de distinguer la race diploïde de la race tétraploïde de *Blackstonia perfoliata*, même sur le terrain, en présence d'exemplaires vivants et fleuris. Le polymorphisme si important de l'espèce, dû en partie aux conditions écologiques (humidité, insolation), induit parfois en erreur. Cependant, l'examen attentif d'une population, et secondairement la connaissance de la région d'où elle provient, permettent de savoir s'il s'agit de la race diploïde ou de la race tétraploïde. Enfin, les moyennes obtenues pour les dimensions de différents organes sont significatives et permettent de séparer statistiquement les deux races. Certaines distributions sont parfois quelque peu irrégulières mais leur comparaison, selon les tests habituels, nous ont montré qu'elles différaient de manière significative (tableau II).

TABLEAU II

Blackstonia perfoliata

Principaux caractères distinctifs des deux races

	<i>diploïde</i>	<i>tétraploïde</i>
Inflorescence	cyme bipare, lâche	cyme bipare, compacte
Corolle	jaune pâle, citrin	jaune d'or
Pétales (dimension)	3,0 - 5,3 ($\pm 0,9$) - 8,0 mm.	4,0 - 6,6 ($\pm 0,9$) - 9,0 mm.
(forme)	ovales, allongés aigus, parfois ayant une petite échancrure	ovales, obtus
Anthères (longueur)	0,4 - 1,2 ($\pm 0,3$) - 2,2 mm.	1,0 - 2,1 ($\pm 0,4$) - 3,4 mm.
Étamines (longueur)	2,4 - 3,3 ($\pm 0,3$) - 7,5 mm.	3,0 - 4,0 ($\pm 0,4$) - 9,6 mm.
Rapport longueur étamine longueur anthère	2,7	2
Diamètre des grains de pollen	20,1 $\mu \pm 1,4 \mu$	25,1 $\mu \pm 1,6 \mu$
Tige	grêle, divisée le plus souvent dès la base	robuste, divisée le plus souvent dès le milieu.

Type biologique

La race diploïde est un taxon annuel. Son cycle végétatif s'accomplit ordinairement en quelques mois. En altitude, elle se comporte peut-être comme une annuelle d'hiver, germant à l'automne et ne fleurissant que l'année suivante. Elle peut être considérée comme un thérophyte.

La race tétraploïde est une espèce bisannuelle ou une annuelle d'hiver. Lorsqu'elle se développe dans l'aire de distribution de la race diploïde, où la saison chaude est plus longue, elle peut achever son cycle végétatif en une saison.

Distribution géographique

L'aire de répartition de la race diploïde occupe le centre du Bassin méditerranéen; à l'ouest, ce taxon s'étend jusqu'à la côte atlantique au sud du Portugal; à l'est, nous l'avons récolté en Grèce et nous pensons, d'après les exsiccata que nous avons vus, qu'il se rencontre aussi au Proche-Orient; vers le nord, il atteint environ le 43^e degré de latitude.

L'aire de répartition de la race tétraploïde est très vaste. Elle s'étend du Haut-Atlas au « nord de l'Irlande et le long de la frontière de l'Ecosse, en Angleterre » (SALISBURY 1952). En Orient, *Blackstonia perfoliata* se rencontre jusqu'au Caucase et en Iran. Nous n'avons malheureusement pas pu vérifier si les deux races étaient présentes dans ces contrées, n'ayant pu obtenir du matériel vivant.

Ecologie

Elle ne permet pas de différencier la race diploïde de la race tétraploïde. En effet, nous avons observé les deux races dans des stations en tout point comparables. Notons toutefois que nous ne les avons jamais trouvées ensemble dans une même station.

Les données que nous avons trouvées dans la bibliographie se rapportent à la race tétraploïde. Les relevés proviennent toujours de localités situées en dehors du territoire occupé par la race diploïde.

Au nord de l'Espagne, BRAUN-BLANQUET place le *Blackstonia perfoliata* dans les associations suivantes: *Trifolieto-cynodontetum*, *Coremetum albi*, *Brachypodietum pinnati* avec *Ulex galli* et *Daboecia cantabrica*.

Dans le sud de la France, il fait partie des compagnes de haute présence de l'association *Eucladieto-adiantetum* (BRAUN-BLANQUET 1952). Cet auteur le signale également comme compagne de haute présence dans l'association *Dorycnieto-schoenetum*. L'association alterne souvent avec le *Deschampsietum mediae* et le pénètre parfois, formant alors un groupement mixte. Il le mentionne également dans le *Molinietum mediterraneum*. Dans l'*Orchidetobrometum*, il apparaît comme espèce différentielle par rapport au *Xerobrometum* de l'Europe moyenne.

L'écologie de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. sur le littoral de la mer du Nord a été étudiée par HOQUETTE (1927). Cet auteur a ren-

contré cette espèce comme compagne dans le passage graduel de la sous-association à *Parnassia palustris* L. du *Calamagrostidetum epigeios* à la sous-association type, ainsi que dans cette dernière. On la trouve également dans la zone de transition entre le *Calamagrostidetum* et l'*Ammophiletum* d'une part, et l'association à *Tortula ruraliformis* Dix., d'autre part. ROBYNS (1956) note : « Cette zone de passage des groupements hygrophiles à la série psammophile se rencontre à la périphérie des pannes humides et existe également sur les bourrelets secs au milieu des pannes. »

D'après DUVIGNEAUD (1947), il est caractéristique du *Centaurietosaginetum moniliformis* décrit par DIEMONT, SISSINGH et WESTHOFF (1940), se rattachant au *Nanocyperion flavescentis*. ANTHEUNIS (1956) l'a rencontré dans l'*Hippophaëtto-ligustretum*. Après avoir fait des relevés dans deux endroits de Belgique, et se basant sur les données bibliographiques, ROBYNS (1956) conclut « que *Blackstonia perfoliata* ne possède pas dans nos régions d'appartenance phytocénologique déterminée, mais que sa présence est néanmoins liée à des sols calcaires mouilleux en voie d'assèchement ou alternativement humides et secs ».

OBERDORFER (1962) le signale dans le *Mesobrometum* et dans l'*Erythraeo-blackstonietum* (*Nanocyperion*).

M^{me} POTTIER-ALAPETITE (1943), dans le Jura, considère *Blackstonia perfoliata* comme une espèce caractéristique régionale de l'association à *Plantago serpentina* et *Blackstonia perfoliata*.

En dehors des associations précédemment décrites où nous l'avons rencontré fréquemment, nous l'avons observé également dans les associations suivantes : *Schoeneto-plantaginetum crassifoliae* Br.-Bl., *Deschampsietum mediae* Br.-Bl., *Aphyllantheto-leontodetum villarsii* Br.-Bl., *Onobrychidetum supinae* Br.-Bl., *Rosmarineto-lithospermetum* Br.-Bl., et *Polycnemo-linarietum* Br.-Bl. Ces associations se développent dans des stations diverses : talus suintants, desséchés une partie de l'année, formés le plus souvent d'un sol compact, argilo-marneux ; terrains en friche à sol composé d'éléments fins, argileux peu perméables ; dépressions en arrière des dunes sur sol sablonneux ; dans le lit de rivière desséchée une partie de l'année ; sur sol limoneux, compact imperméable ; près de sources taries durant la saison chaude, sur sol marneux imperméable.

Nous l'avons trouvé en colonie abondante dans l'association *Brachypodietum phoenicoidis* (BRAUN-BLANQUET 1952).

Discussion

Cette étude nous conduit à admettre que *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. comprend deux taxons distincts : l'un diploïde, l'autre tétraploïde. Dès lors, la même question se pose que pour *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin, à savoir quel statut convient-il de leur donner ? Comme pour *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin, les différences morphologiques sont peu importantes et d'ordre surtout quan-

titatif. Cependant, avec un certain entraînement, il est possible de reconnaître sur le terrain une population diploïde d'une population tétraploïde. Il serait naturellement très important de savoir si ces deux races sont séparées par une barrière génétique totale. Bien que nous ayons étudié une cinquantaine de populations dans la partie de l'aire générale où les deux taxons coexistent, nous n'avons jamais dépisté de triploïdes, c'est-à-dire d'hybrides naturels. Nous ne pouvons rien conclure malheureusement de nos essais de croisement qui ont échoué pour des raisons en partie techniques. Tout porte à croire cependant que la différence dans la valence chromosomique constitue une barrière d'isolement difficilement franchissable.

Dès lors, étant donné qu'il y a entre ces deux taxons :

- des différences morphologiques, peu accusées il est vrai, mais constantes ;
- une différence dans la valence chromosomique qui entraîne très probablement une barrière génétique ;
- une différence nette de distribution géographique, les deux races étant très incomplètement sympatriques et s'excluant l'une l'autre dans une grande partie de l'aire ;

nous pensons que le rang qui convient le mieux à ces deux races est le rang subspécifique.

Le taxon diploïde possède une aire disjointe. Il est très répandu au centre du Bassin méditerranéen, s'étendant au sud du Portugal et remontant jusqu'au 43^e degré de latitude nord. Dans le sud de l'Italie et en Sicile, il est seul présent à notre connaissance et paraît exclure le taxon tétraploïde. Il représente sans doute le taxon le plus ancien.

La genèse du taxon tétraploïde est, comme chez *Blackstonia acuminata*, difficile à préciser. Nous avons également observé la présence de quatre chromosomes plus grands dans le taxon tétraploïde, alors qu'il n'y en a que deux dans le taxon diploïde, ce qui pourrait faire penser à une origine par autopolyploidie, bien que nous n'ayons jamais observé de multivalents à la méiose du tétraploïde. Un autre argument en faveur de cette hypothèse est le fait que le diamètre moyen des grains de pollen de la race tétraploïde est 1,3 fois plus grand que celui de la race diploïde. Or, ce rapport linéaire correspond à un rapport volumétrique de 2 environ. Il s'agirait donc d'un autopolyploïde né à partir du taxon diploïde *Blackstonia perfoliata* à $n = 10$.

Comme pour *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin, nous laisserons également de côté l'hypothèse d'une origine par allopolyploïdie, à partir de deux taxons diploïdes (*Blackstonia perfoliata* à $n = 10$ et *Blackstonia acuminata* à $n = 10$), une telle origine pouvant s'appliquer comme nous l'avons vu à la naissance de la race tétraploïde de *Blackstonia perfoliata* ainsi qu'à celle de *Blackstonia acuminata*. Au surplus, *Blackstonia perfoliata* tétraploïde ressemble davantage à *Blackstonia perfoliata* diploïde qu'à *Blackstonia acuminata*.

Une autre hypothèse pourrait être envisagée. *Blackstonia perfoliata* tétraploïde serait né par allopolyploïdie entre *Blackstonia perfoliata* diploïde et *Blackstonia grandiflora* (Viv.) Pau (qui est également diploïde $n = 10$), plus particulièrement la variété *trimestris* de cette espèce. Cette hypothèse, qui revient à situer l'origine de la race tétraploïde en Afrique du Nord, ne nous paraît pas exclue, bien qu'une origine par autopolyploïdie soit plus vraisemblable. Des expériences de croisements seules permettraient de le prouver. Malheureusement, les expériences de croisements que nous avons tentées ont échoué pour les raisons que nous avons déjà indiquées.

A propos de la nomenclature, nous relèverons les points suivants :

La race tétraploïde (photos 14, pl. V et in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 89, 1966, I, pl. I) correspond, selon toute probabilité, au type de l'espèce¹.

La race diploïde (photos 13, pl. V et in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 89, 1966, II, pl. I) recouvre sans doute les « espèces » ou variétés décrites précédemment par TENORE, BOISSIER, LANGE et BORBAS dans le Midi de l'Espagne, au sud de l'Italie ou dans la péninsule Balkanique. Lorsque TENORE (1831) donne la description de *Chlora intermedia*, il avait sans aucun doute le taxon diploïde sous les yeux. Nous avons reçu de Naples les exsiccata du *Chlora intermedia*² de TENORE. Cet examen nous permet d'affirmer que nos échantillons diploïdes appartiennent sans aucun doute à ce type.

Chlora citrina (BOISSIER et REUTER 1852) présente également les caractéristiques du taxon diploïde tel que nous l'avons rencontré dans le sud de la péninsule Ibérique. La comparaison avec le type (Genève) nous permet d'affirmer cette identité. Nous retenons plus particulièrement les critères suivants : corolle d'un jaune citrin, filet staminal élargi à la base, style divisé dans sa partie supérieure, forme triangulaire allongée des feuilles.

Une population du Portugal pourrait se rapporter à la variété β *compacta* du *Chlora perfoliata* de LANGE (1860) par sa taille petite, sa cyme dense et ses entre-nœuds égaux et rapprochés.

Quant à la variété *flanatica* de BORBAS (1894), nous serions tenté, d'après la description, de lui rattacher les plantes diploïdes que nous avons mises en évidence en Grèce et en Yougoslavie, bien que nous n'ayons pas eu la possibilité de les comparer au type. Comme entre les populations diploïdes de Grèce, d'Italie et du sud de l'Espagne, il n'existe que des différences insignifiantes, nous pensons que les *Chlora intermedia* Tenore et *Chlora citrina* Boissier, ainsi que la variété *flanatica* de BORBAS, représentent un seul et même taxon, à savoir notre race diploïde.

¹ LINNÉ (1753) a donné la description de son *Gentiana perfoliata* d'après une plante conservée dans l'Hortus cliffortianus 81. Nous n'avons pas pu voir le type de la plante qui paraît avoir disparu. Cependant, LINNÉ rapporte sa description à la figure de la planche 76 in Spec. Hist. Pl. 80 de RÉNÉALME (1611). Or, cette figure représente un exemplaire typique du taxon tétraploïde de *Chlora perfoliata*. Dès lors, nous pensons qu'il s'agit bien du taxon tétraploïde, d'autant plus qu'il précise comme distribution géographique Espagne, France, Angleterre. Dans ces trois pays, nous avons pu observer le taxon tétraploïde.

² Or, sous ce nom, l'auteur a placé trois plantes dont deux appartiennent incontestablement à la race diploïde, la troisième étant un *Blackstonia acuminata*.

Dès lors, nous pensons qu'il convient de subdiviser l'espèce *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. en deux sous-espèces : le taxon tétraploïde devra porter le nom de *Blackstonia perfoliata* (L.) Huds. ssp. *perfoliata*, et le taxon diploïde, celui de *Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia* (Tenore) Zeltner, comb. nov. Basionyme *Chlora intermedia* Ten. Syll. pl. vasc. fl. neap. 565, 1831 — TENORE ayant été le premier à décrire la race diploïde à notre connaissance.

Description nouvelle

Blackstonia perfoliata ssp. *intermedia* (Ten.) Zeltner

Planta annua, glaberrima, glaucescens ; caule stricto, basi vel apice di-trichotomo ; foliis radicalibus triangulari-lanceolatis acutis vel acuminatis trinerviis tota sua latitudine connatis sursum valde decrescentibus, summis bracteiformibus ; floribus cymoso-paniculatis laxis ; calyce usque ad basin in 8-9 lacinias lineari-subulatas uninerviis partito ; corollis citrinis in lacinias calycinas vix superantes lacinias lanceolatas acutas nec obtusas partitis ; antheris longitudinem filamenti haud aequantibus, sed illis circa duplo brevioribus ; filamentis basi dilatatis ; stylo apice bifido ; capsula globosa.

Numerus chromosomatum $n = 10$.

In collibus apricis et siccis aridis vel in locis salsuginosis et uliginosis regionis inferioris et montanae mediterraneae et Lusitaniae meridionalis habitat.

Blackstonia perfoliata ssp. *perfoliata*

Valde glauca, caule erecto, in cymam corymbosam plus minus multifloram abeunti, rarius unifloro ; foliis infimis approximatis, reliquis pariter dispositis, basilaribus obovatis, obtusis subpetiolatis, caulinis ovatis acuminatis basi tota latitudine connatis sursum valde decrescentibus, summis bracteiformibus ; floribus cymoso-paniculatis vel cymoso-corymbosis ; calyce, ad basin usque partito ; laciniiis calycis lineari-subulatis, uninerviis vel subtrinerviis, corolla brevioribus ; corollae flavae segmentis oblongis, oblongis-obtusis ; capsula oblonga et globosa. Annua plerumque bisannua.

Numerus chromosomatum $n = 20$.

In locis lapidosis, graminosis, arenosis vel humidis, pinguibus, regionis inferioris et montanae Europaeae centralis, septentrionalis et regionis mediterraneae habitat.

Synonymie

Blackstonia perfoliata ssp. *intermedia* (Ten.) Zeltner.

Basionyme :

Chlora intermedia Tenore

1831 Syll. pl. vasc. fl. Neap., 565.

Chlora perfoliata var. *acuminata*

1845 Griseb. in DC. Prodr. IX, 69.

Chlora perfoliata var. *intermedia*

1876 Ces., Pass. et Gib. Comp. fl. it., 393.

Chlora perfoliata subsp. *intermedia*

1882 Arc. Comp. fl. it. ed. 1, 475.

Chlora perfoliata var. *flanatica*

1894 Borb. in Botan. Centralbl. LIX, 162.

Blackstonia perfoliata subsp. *eu-perfoliata* var. *acuminata*

1927 Hegi et Beger in Hegi Ill. Fl. M.-Eur. V/3, 1967.

Blackstonia perfoliata var. *flanatica*

1930 Hayek Prodr. Fl. Penins. Balc. II, 425.

Blackstonia perfoliata var. *intermedia*

1933 Domin in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 25.

Synonymie

Blackstonia perfoliata ssp. *perfoliata*.

Blackstonia perfoliata (L.) Huds.

1762 Fl. Angl. ed. 1, 146.

Basionyme :

Gentiana perfoliata L.

1753 Spec. Pl., 232.

Chlora perfoliata

1763 Adans., Fam. Pl. II, 503.

Chironia perfoliata

1796 Salisb. Prodr., 137.

Chlora perforata

1827 Chevall. Fl. env. Paris II, 2^e part., 509.

Chlora perfoliata var. *genuina*

1869 Ducomm. Taschenb. schw. Bot., 521.

Seguiera perfoliata

1891 Ktze Revis. Gen. Pl. I, 430.

Chlora perfoliata α *typica*

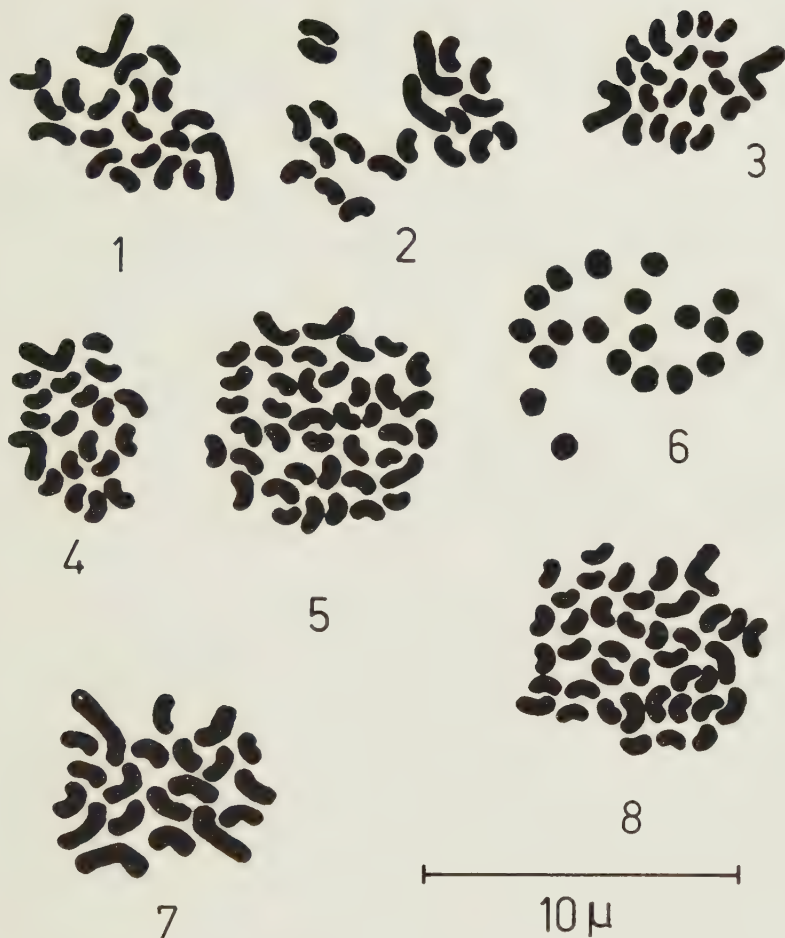
1902 Vaccari in Fiori et Paol. Fl. anal. It. II, 357 excl. β *sicula* (Tin).

Blackstonia perfoliata subspec. *eu-perfoliata*

1927 Hegi et Beger in Hegi Ill. Fl. M.-Eur. V/3, 1967.

Blackstonia perfoliata var. *genuina*

1933 Domin in Bull. intern. acad. tchèque sc., cl. sc. math., nat. et méd. XXXIV, 25.



1. *Blackstonia grandiflora* var. *grandiflora*
Beni-Hadifa (Maroc)
2. *Blackstonia grandiflora* var. *trimestris*
Tazougerte (Maroc)
3. *Blackstonia imperfoliata*
Casas de Gaona (Espagne)
4. *Blackstonia acuminata* ssp. *aestiva*
Moraleda de Zafayona (Espagne)
5. *Blackstonia acuminata* ssp. *acuminata*
Cantanhede-Mira (Portugal)
6. *Blackstonia acuminata* ssp. *acuminata*
Atajate (Espagne)
7. *Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia*
Sierra Nevada (Espagne)
8. *Blackstonia perfoliata* ssp. *perfoliata*
Folkestone (Angleterre)

Mitose somatique	2 n	20
Mitose somatique	2 n	20
Mitose somatique	2 n	20
Mitose somatique	2 n	20
Mitose somatique	2 n	40
Anaphase I	n	20
Mitose somatique	2 n	20
Mitose somatique	2 n	40

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE GENRE *BLACKSTONIA*

Nous les grouperons sous quatre rubriques.

1. Nombre de base

Nos recherches montrent que toutes les espèces connues du genre *Blackstonia* possèdent soit $n = 10$, soit $n = 10$ et $n = 20$. Nous sommes donc en mesure d'affirmer que le nombre de base du genre (qui n'était pas connu au moment où nous avons commencé nos recherches) est $x = 10$ ¹. Chose intéressante, ce nombre de base est aussi celui qui est de beaucoup le plus répandu dans le genre *Centaurium* (voir ci-dessous). Il se rencontre enfin chez une autre Erythraïnée : *Microcala* (FAVARGER 1960). Le nombre $x = 10$ est d'ailleurs peut-être un nombre de base secondaire, car chez les Erythraïnées, il existe des preuves de l'existence d'un nombre encore plus primitif, à savoir $x = 5$. En effet, *Neurotheca loeseloides* possède $n = 15$ (FAVARGER 1952).

Nous reviendrons à la question des nombres de base dans la deuxième partie de ce travail (p. 126)

2. Diploïdes et polyploïdes

Une seconde constatation qui s'impose est la suivante : d'une part, les deux espèces euméditerranéennes du genre *Blackstonia* (*Blackstonia grandiflora* et *Blackstonia imperfoliata*) sont toujours diploïdes, et, d'autre part, dans les deux espèces qui sont à la fois répandues en Méditerranée et en Europe centrale, et qui possèdent des sous-espèces, le taxon euméditerranéen est diploïde ; celui qui s'avance *plus ou moins loin en Europe centrale* est tétraploïde. Cela nous paraît un argument très fort en faveur de l'idée que le Bassin méditerranéen, et plus particulièrement la *Méditerranée occidentale*, où les quatre taxons diploïdes se rencontrent, est à la fois le lieu d'origine et de diversification du genre *Blackstonia*.

3. Essai sur l'histoire du genre *Blackstonia*

Le genre *Blackstonia* existe probablement depuis le Tertiaire inférieur, ou moyen.

Dans son article sur les origines de la flore alpine, DIELS (1910) relève que la souche tertiaire méditerranéenne de cette flore avait plus d'affinités avec l'Afrique qu'avec les hauts plateaux d'Asie (Hochasien). Bien que *Blackstonia* n'ait pas formé d'orophytes, il appartient selon

¹ Nous pensons qu'il faut faire abstraction du nombre $2n = 44$ publié par MAUDE pour *Blackstonia perfoliata*. Ce nombre est certainement inexact. A l'époque où ce comptage a été publié, la technique des coupes était la seule qui fût couramment employée en cytologie. Or, il faut bien convenir que sur des coupes de *Blackstonia*, les chromosomes sont presque toujours agglomérés, de sorte qu'une numération précise est pratiquement impossible (FAVARGER, communication orale).

nous à ce contingent. La plupart des genres de la tribu des Erythraeinées et de celle des Exacinées croissent dans les régions tropicales et subtropicales, et plusieurs sont africains. A propos de *Cicendia* et de *Microcala*, FAVARGER (1960) se demande « si ces genres ne représentent pas les restes d'une flore subtropicale hygrophile, qui au Tertiaire aurait été largement répandue et diversifiée en Europe ». L'auteur constate, en effet, qu'« entre la station du *Neurotheca* en Côte-d'Ivoire (bowés, savanes marécageuses sur sol tourbeux) et celle du *Cicendietum*... il y a une certaine analogie ». Il rappelle l'opinion de SCHMID (1949) selon laquelle « les éphémérophytes de la ceinture de *Quercus Robur-Calluna* considérés comme atlantiques ont souvent une vaste distribution ». Ce sont des plantes des sols argileux hostiles à la végétation qui s'installent aussi sur les sols latéritiques des contrées subtropicales. Décrivant du Gabon le genre nouveau *Oreonesion* (Gentianacées, Erythraeinées), M^{me} RAYNAL (1965) définit comme suit son écologie : « Cette espèce croît sur les croupes rocheuses, les inselbergs dénudés qui émergent de la forêt ; les conditions écologiques sont très particulières : sol squelettique très mince, d'aspect tourbeux, sur rocher détrem্পé et suintant fréquemment en raison des pluies abondantes et bien réparties au cours de l'année, mais pouvant se dessécher et s'échauffer sévèrement si les pluies manquent quelque temps. »

Certes l'écologie des divers *Blackstonia* en Méditerranée ne rappelle que de loin celle du *Cicendietum* ou celles des divers genres d'Afrique (*Neurotheca*, *Oreonesion*, etc.) dont nous venons de parler. En particulier, ce ne sont pas des végétaux oligotrophes, mais ils semblent au contraire liés à la présence du calcaire. D'autre part, ils doivent pouvoir supporter en Méditerranée un dessèchement plus prononcé et plus prolongé que les plantes des inselbergs de l'Afrique tropicale. On peut se demander, à ce propos, si le revêtement cireux qui confère à plusieurs espèces (surtout *Blackstonia perfoliata* et *acuminata*) une glaucescence accentuée, n'est pas en rapport avec les conditions actuelles du climat méditerranéen.

Une certaine similitude de comportement écologique avec des Erythraeinées tropicales ou subtropicales, la présence dans la partie occidentale de la Méditerranée des quatre taxons diploïdes de *Blackstonia*, enfin le fait que plusieurs espèces de ce genre remontent assez loin le long des côtes de l'Atlantique, nous donnent à penser que le « centre »¹ d'origine et de diversification du genre *Blackstonia* comprenait le Maroc et la partie austro-occidentale de la péninsule Ibérique, territoires qui, au Montien, faisaient partie de la Tyrrhénide.

Une des premières espèces à s'individualiser du *syngameon* primitif fut probablement *Blackstonia grandiflora* (schéma 1). L'espèce est actuellement confinée en Afrique du Nord. Mais il n'en fut pas toujours ainsi. Sa présence, constatée à la fin du XIX^e et encore au XX^e siècle, aux Baléares et en Sardaigne, remonte *au plus tard* au Miocène supérieur,

¹ Le terme de « centre » ne doit pas être pris ici à la lettre, car nous pensons que le « berceau » d'un groupe d'espèces peut comprendre un assez vaste territoire où vivait un *syngameon* ancestral variable et non encore différencié.

Schéma 1

Phylogénèse du genre *Blackstonia*

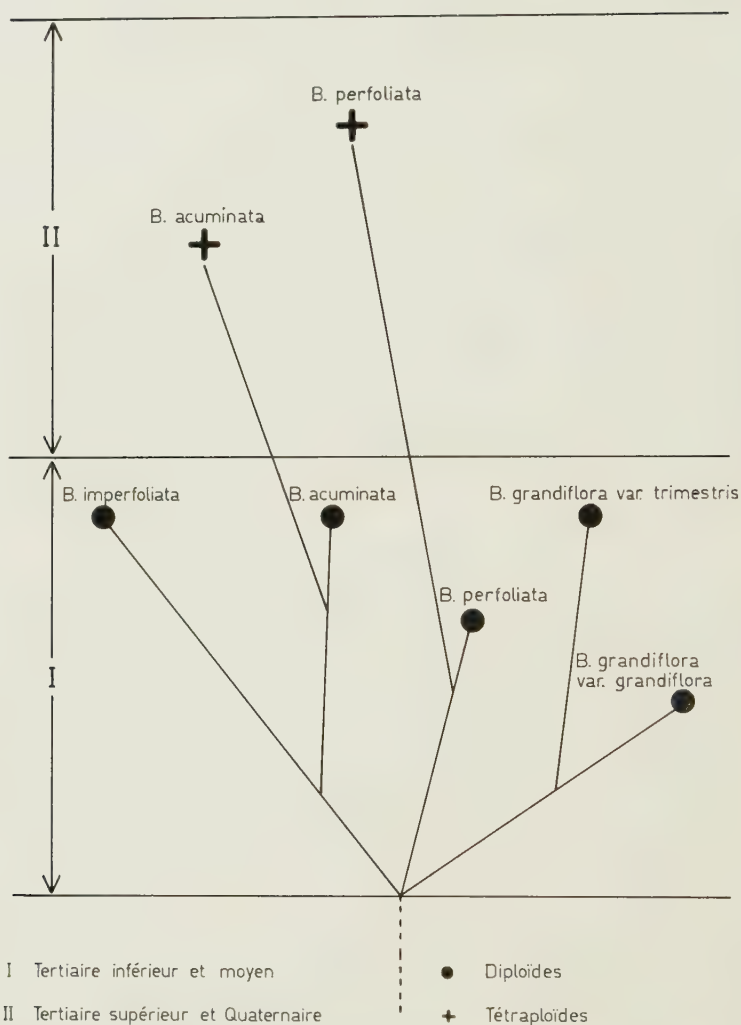


Schéma exprimant à la fois dans le temps, l'espace et la forme le développement des espèces européennes et d'Afrique du Nord du genre *Blackstonia*.

Les points représentent le développement optimum d'un taxon dont l'origine se situe à la bifurcation des branches de l'arbre généalogique. On voit une « vague » de polyploïdes succéder à une « vague » de diploïdes.

Légende :

I. Tertiaire inférieur et moyen.

Colonisation des régions méditerranéenne et atlantique.

II. Tertiaire supérieur et Quaternaire.

Colonisation des régions méditerranéenne, atlantique et d'Europe centrale.

Genre Blackstonia



Diagramme comparatif du diamètre des grains de pollen
(Moyennes et écarts types)

c'est-à-dire au Sahélien où, selon FURON (1958) et J. CONTANDRIOPOULOS (1962), « la régression de la mer fait de nouveau émerger une immense aire continentale » dans la partie occidentale du Bassin méditerranéen.

Nous avons une autre raison de penser que *Blackstonia grandiflora* fut la première espèce du genre à se différencier. Sa variété *grandiflora* est, en effet, le taxon de *Blackstonia* qui possède les grains de pollen les plus petits (diamètre moyen : $17,5 \mu \pm 1,6 \mu$) (voir diagramme comparatif, ci-dessus). Or, d'après HUYNH (1968), lorsqu'on mesure le diamètre des grains de pollen de plusieurs espèces d'un même genre, on constate que celles d'entre elles qui peuvent être considérées comme les plus primitives par plusieurs autres caractères, ont également les grains de pollen les plus petits.

Pour en finir avec le *Blackstonia grandiflora*, cette espèce a différencié, à une époque sans doute beaucoup plus récente (fin du Tertiaire ou début du Quaternaire), deux variétés *grandiflora* et *trimestris*, qui n'ont pas exactement la même écologie, ni tout à fait la même distribution. A noter que les deux variétés coexistent en Tunisie. C'est probablement par le pont Siculo-tunisien, présent au début du Pleistocène, que la var. *trimestris* a dû atteindre la Sicile et donner naissance à un taxon très voisin, le *Chlora sicula* Tin. Cette « espèce » que nous n'avons malheureusement pu étudier sur le vivant, semble avoir disparu de Sicile. Nous avons parcouru presque toutes les localités où elle avait été récoltée au siècle dernier sans que nos recherches soient couronnées de succès. Les stations où nous comptions la rencontrer ont été bouleversées par la présence de l'homme. Nous pensons, sans avoir pu en apporter la preuve, que ce taxon était diploïde et étroitement apparenté à *Blackstonia grandiflora*.

Après la différenciation du *Blackstonia grandiflora*, le syngameon primitif de *Blackstonia* a dû donner naissance au *Blackstonia perfoliata* diploïde d'une part (dont la parenté avec le *Blackstonia grandiflora* est assez claire) et au groupe du *Blackstonia imperfoliata* et du *Blackstonia acuminata* diploïde d'autre part. Ces deux derniers taxons sont affines. Ils ont en commun des lobes calicinaux plus ou moins longuement soudés à la base et lancéolés (plus larges que chez *Blackstonia perfoliata*), des feuilles brièvement connées (*Blackstonia acuminata*) ou presque entièrement libres (*Blackstonia imperfoliata*). Il semble d'autre part y avoir encore de nos jours une vicariance géographique plus ou moins nette entre *Blackstonia imperfoliata*, qui occupe principalement la partie occidentale de la Méditerranée et la région atlantique, et le *Blackstonia acuminata* diploïde, qui va jusqu'en Grèce. Mais il est très difficile, d'après les distributions actuelles, de reconstituer l'histoire et la phylogénèse de ces espèces, d'autant plus que les facteurs humains (voir ci-dessous) ont pu compliquer et obscurcir les situations. Nous croyons toutefois ne pas nous tromper en supposant qu'à la fin du Tertiaire, les *Blackstonia perfoliata* et *acuminata* diploïdes avaient colonisé à peu près tout le Bassin méditerranéen. Quant au *Blackstonia imperfoliata*, il semble ne pas dépasser, vers l'est, l'Italie.

4. Naissance et destin des « races » polyploïdes

Où et à quel moment ont pris naissance les taxons les plus récents, à savoir, les « races » tétraploïdes de *Blackstonia acuminata* et de *Blackstonia perfoliata*? Nous allons tenter de répondre à ces questions, en nous basant sur la carte de distribution de *Blackstonia perfoliata* qui est la mieux documentée. Constatons tout d'abord que la ssp. *intermedia* (diploïde) est actuellement confinée en Grèce, Italie du Sud, Sicile, Corse, Sardaigne, Espagne du Sud, Portugal et Maroc, c'est-à-dire dans les territoires qui ont été le moins affectés par les glaciations.

Deux hypothèses nous paraissent à envisager :

1^o Les individus polyploïdes ont pris naissance en Méditerranée, au sein de populations diploïdes¹, par autopolyploïdie. Le phénomène a pu se passer en plusieurs points à la fois, ou à des moments différents (« origine polytopique »). Ayant acquis de nouvelles propriétés et notamment peut-être une plus grande résistance au froid, ils se sont répandus non seulement dans l'aire du diploïde, mais aussi en Europe centrale, et cela probablement après le retrait des glaciers. Notons que cette hypothèse n'explique pas l'absence de la race tétraploïde en Italie du Sud. Constatons d'autre part que l'aire de la race polyploïde est plus ou moins continue, ce qui s'expliquerait mal si elle était d'origine polytopique. Celle de la race diploïde, elle, est discontinue parce que relictuelle. La même remarque s'applique à *Blackstonia acuminata*.

2^o Les individus polyploïdes sont nés pendant la première glaciation, dans le territoire situé entre la Catalogne et les Alpes-Maritimes, d'où ils ont refoulé toutes les populations diploïdes. Au cours du premier interglaciaire, ils se sont répandus en Europe centrale et ont passé aux îles Britanniques, où ils se sont maintenus. Refoulés à nouveau vers le sud durant les glaciations suivantes, ils ont pénétré plus ou moins profondément dans l'aire du diploïde (Espagne et Portugal, Afrique du Nord, Grèce) sauf au sud de l'Italie. En Corse et en Sardaigne, ils ont pu pénétrer par l'isthme toscan qui existait au Quaternaire moyen (CONTANDRIOPOULOS 1962). Cette seconde hypothèse comporte une variante : on peut supposer au départ une vicariance géographique complète entre la sous-espèce diploïde — relique préglaciaire de la région méditerranéenne au sud du 42^e degré de latitude — et la sous-espèce tétraploïde contemporaine des glaciations et seule présente au-delà du 42^e degré de latitude Nord. La pénétration d'individus tétraploïdes dans l'aire actuelle du diploïde serait alors due à une influence humaine. Il paraît incontestable que des thérophytes hygrophiles à graines fines, tels que les *Blackstonia*, sont souvent propagés par l'homme ou les animaux (moutons), ne serait-ce qu'avec la terre argileuse qui adhère aux chaussures ou aux sabots. Les *Blackstonia*, d'autre part, se rencontrent très souvent dans des stations secondaires fortement influencées par l'homme, tels que talus des routes, caniveaux, etc.

Précisons que cette variante, elle aussi, permettrait, si l'origine du *Blackstonia perfoliata* tétraploïde est bien contemporaine des glaciations, d'expliquer la présence du tétraploïde en Corse et en Sardaigne.

Quoiqu'il en soit, il semble bien qu'aujourd'hui le tétraploïde concurrence très sérieusement le diploïde et qu'il finira par le faire disparaître,

¹ On peut évidemment se demander si les populations diploïdes n'existaient pas au Tertiaire en Europe centrale. Comme actuellement on n'en trouve pas, il n'y a guère moyen de résoudre la question. Ou bien elles n'y ont jamais existé, ou bien elles ont été détruites par les glaciations quaternaires.

ainsi que nous l'avons observé par exemple en Corse et en Sardaigne, où le diploïde est devenu très rare (voir carte 4).

Ce que nous avons dit de *Blackstonia perfoliata* s'applique « mutatis mutandis » à *Blackstonia acuminata* avec cette différence importante qu'ici l'aire du diploïde est encore plus restreinte. Il n'y a guère de doutes que d'ici quelques centaines d'années, la race diploïde (*Blackstonia acuminata* ssp. *aestiva*), déjà relictuelle aujourd'hui (sud de l'Espagne, sud de l'Italie, Péloponnèse), aura entièrement cédé la place à la race tétraploïde (ssp. *acuminata*).

Nous reprendrons cette discussion à propos du genre *Centaurium* (voir p. 127 et suivantes).

Clé de détermination des espèces du genre *Blackstonia*

1. Feuilles caulinaires perfoliées ou connées dans toute leur largeur ; fleurs jaune d'or à jaune citrin ; calice divisé très profondément jusqu'à la base, à sépales linéaires étroits, plus courts que la corolle ; pédicelles floraux de 1 à 4 cm de long 2
- Feuilles caulinaires non soudées à la base dans toute leur largeur, fleurs d'un jaune plus pâle ; calice divisé jusqu'à la moitié ou au quart inférieur, à sépales linéaires larges ou lancéolés, dépassant la corolle ou presque aussi longs qu'elle ; pédicelles floraux de 2 à 8 cm de long 3
2. Corolle très grande de 2 à 4 cm de diamètre, comptant 8 à 12 lobes, généralement 10 ovales-subobtus ou elliptiques, parfois lancéolés ou aigus, présentant à la base des plis transversaux à l'anthèse ; anthère 1 1/2 à 3 fois plus longue que la partie libre du filet ; sépales à nervure médiane très prononcée, à nervures latérales bien visibles à la base seulement, feuilles ovales aigues à ovales lancéolées *Blackstonia grandiflora*
- Corolle petite ou assez grande de 1 à 2 cm de diamètre, comptant 6 à 9 lobes, généralement 8, oblongs obtus ou ovales rétrécis à la base, ne présentant pas ou peu de plis transversaux à la base, au moment de l'anthèse ; anthère 1/3 à 1/2 fois plus courte que la partie libre du filet ; sépales à nervure médiane très prononcée, à nervures latérales très atténuées ; feuilles ovales triangulaires ou ovales atténuées à la base, pourvues parfois d'un mucron *Blackstonia perfoliata*
3. Feuilles caulinaires oblongues lancéolées, cordiformes et un peu atténuées à la base, peu ou pas soudées ; corolle jaune de 1 à 3 cm de diamètre comptant de 6 à 8 lobes, généralement 8, ovales atténués terminés parfois par une petite échancrure ; calice

divisé jusqu'à la moitié ou au tiers inférieur, à lobes lancéolés, trinervés, atteignant les pétales ou un peu plus longs que ceux-ci ; pédicelles floraux de 3 à 8 cm . . . *Blackstonia imperfoliata*

- Feuilles caulinaires ovales ou ovales lancéolées, arrondies et soudées à la base, corolle jaune pâle de 1 à 2 cm de diamètre, comptant 6 à 8 lobes, généralement 8, ovales obtus, parfois aigus ; calice divisé jusqu'au quart inférieur, à lobes linéaires lancéolés trinervés (les nervures sont très bien visibles à la base), un peu plus courts que les pétales ; pédicelles floraux de 2 à 6 cm *Blackstonia acuminata*

Sous-espèces

Blackstonia perfoliata

Plante grêle, rameuse souvent dès la base, à inflorescence lâche ; corolle petite, jaune citrin, partie libre du filet staminal environ deux fois plus long que l'anthère. Région méditerranéo-atlantique entre le 35^e et le 42^e degré de latitude nord.

n = 10 *Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia*

Plante robuste, ramifiée généralement à partir du tiers supérieur, à inflorescence compacte ; corolle grande, jaune d'or ; partie libre du filet staminal presque égal à l'anthère. Région méditerranéo-atlantique, Europe centrale, Afrique septentrionale, semble absent de l'Italie du Sud et de la Sicile.

n = 20 *Blackstonia perfoliata* ssp. *perfoliata*

Blackstonia acuminata

Plante grêle, rameuse souvent dès la base, à inflorescence lâche ; corolle petite, jaune pâle ; partie libre du filet staminal environ deux fois plus long que l'anthère. Région méditerranéo-atlantique entre le 35^e et le 40^e degré de latitude nord. Très rare.

n = 10 *Blackstonia acuminata* ssp. *aestiva*

Plante robuste, rameuse dans sa moitié supérieure, parfois dès la base, à inflorescence lâche ; fleur jaune pâle ; partie libre du filet staminal presque égal à l'anthère. Région méditerranéo-atlantique et Europe centrale. Assez commun.

n = 20 *Blackstonia acuminata* ssp. *acuminata*

Variétés

Blackstonia grandiflora

Plante robuste, annuelle d'hiver ; corolle jaune d'or très grande, de 2 à 4 cm comptant 9 à 12 pétales ; partie libre du filet staminal 2 à 3 fois plus courte que l'anthère. Région aride, terrain sec.

$n = 10$ var. *grandiflora*

Plante grêle, annuelle, corolle jaune, grande de $1\frac{1}{2}$ à $2\frac{1}{2}$ cm, comptant de 8 à 10 pétales ; partie libre du filet staminal 1 à 2 fois plus courte que l'anthère. Lieux frais, humides, ombragés.

$n = 10$ var. *trimestris*



1

2

1. *Blackstonia grandiflora* var. *trimestris* diploïde (Tazouguerte, Maroc).
2. *Blackstonia grandiflora* var. *grandiflora* diploïde (Moulay Idriss, Maroc).

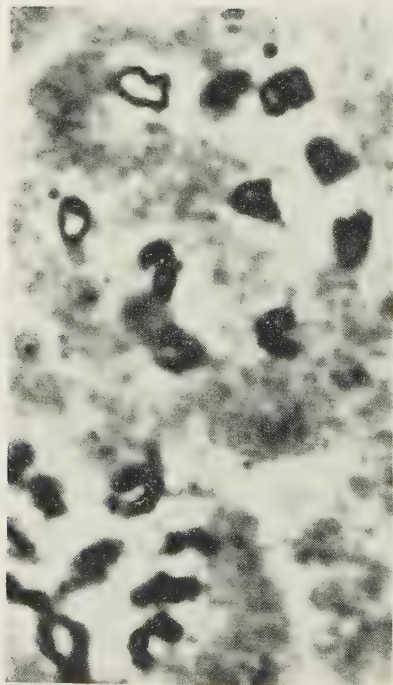


2 cm

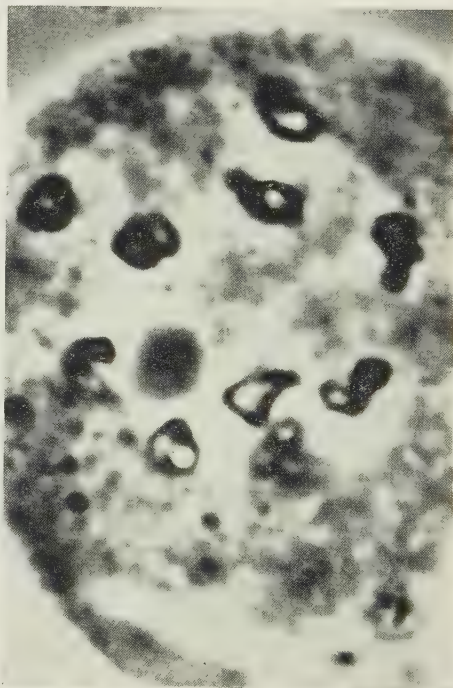


3

4



5



6

3. *Blackstonia grandiflora* var. *grandiflora* diploïde (Moulay Idriss, Maroc).
4. *Blackstonia grandiflora* var. *trimestris* diploïde (Tazouguerte, Maroc).
5. *Blackstonia grandiflora* var. *grandiflora* diploïde (Taza, Maroc): diacinèse.
6. *Blackstonia grandiflora* var. *trimestris* diploïde (Arhbalou, Maroc): anaphase I.



7

8

7. *Blackstonia acuminata* ssp. *aestiva* diploïde (Lala, Grèce).

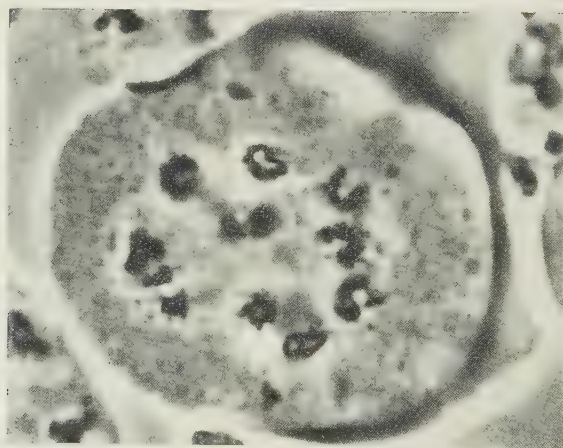
8. *Blackstonia acuminata* ssp. *acuminata* tétraploïde (Cheval-Blanc, France).



9

10

11



12

9. *Blackstonia acuminata* ssp. *aestiva* diploïde (Lala, Grèce): calice.
10. *Blackstonia imperfoliata* diploïde (Grau du Roi, France): calice.
11. *Blackstonia acuminata* ssp. *acuminata* tétraploïde (Cantanhede, Portugal): calice.
12. *Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia* diploïde (Mistra, Grèce): diacnème.



13

14

13. *Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia* diploïde (Delianuova, Italie).

14. *Blackstonia perfoliata* ssp. *perfoliata* tétraploïde (Rio Genil, Espagne).

GENRE *CENTAURIUM* HILL, Brit. Herbal, 62

(*ERYTHRAEA* NECK. corr. Borkh., Arch. Bot. I, 30)

Gentianacées

INTRODUCTION

Comme l'a rappelé récemment ROBYNS (1954), le nom de genre *Centaurium*¹ fut employé par DODOENS (Stirpium 333, 1583) et Caspar BAUHIN (Pinax 278, 1623). TOURNEFORT l'avait utilisé en 1700 (122) pour désigner *Centaurium minus*, ainsi que Dilenius RAY (syn. 286, 1724). LINNÉ (Sp. Pl. 229, 1753) réunit la petite centaurée avec les gentianes et d'autres espèces appartenant à des genres différents sous *Gentiana*. Il utilise le nom *Centaurium* comme nom d'espèce : *Gentiana Centaurium*. HILL (Brit. Herbal 62, 1756) reprend ce nom pour la première fois après 1753. Cependant il y renferme les genres *Chlora* et *Cicendia*. C'est ADANSON (Fam. Pl. 2, 507, 1763) qui les en sépare et limite le genre *Centaurium*.

Erythraea fut employé pour la première fois par P. DE RÉNÉALME (Spec. Hist. Pl. 77, 1611). La plante est illustrée à côté d'un *Chlora*. NECKER reprend ce nom *Erithraea* (in Elem. II 10, 1790) qui sera corrigé par BORKHAUSEN *Erythraea* (Arch. Bot. I, 1796).

Par conséquent, comme le note ROBYNS (1954), « La priorité de *Centaurium* Hill sur *Erithraea* Neck., (1790) est donc incontestable, comme l'avaient d'ailleurs déjà établi G. C. Druce (1926) et F. P. Jonker (1950, p. 170) ».

« Au VII^e Congrès international de botanique, Stockholm, juillet 1950, le nom de *Erythraea* Neck. corr. Borkh. Arch. für Bot., I, p. 30 (1796) fut proposé comme *nomen genericum conservandum* sous le N^o 6496 (voir Lanjouw, etc., p. 127). Cette proposition fut rejetée à l'unanimité par la commission spéciale de nomenclature en 1954 (Taxon, III, N^o 4, p. 120 (Mai 1954)). »

ROBYNS (1954) a donné une description détaillée de ce genre.

Le genre *Centaurium* est le type des genres à systématique difficile. Les espèces sont pour la plupart très variables et reliées les unes aux autres par des formes de passage, ainsi que l'ont remarqué de nombreux auteurs, par exemple GILIBERT (1897), HEGI (1927), MELDERIS (1931), de sorte qu'il est très difficile de savoir combien ce genre compte d'espèces véritables : environ 40 d'après LEMÉE (1929). Or, en général, une étude cytotaxonomique rend de grands services dans les genres complexes, en permettant de mieux comprendre les relations phylétiques entre les espèces. C'est ce que souligne R. DE LITARDIÈRE (1955) lorsqu'il écrit : « De nouvelles recherches menées, en particulier du point de vue

¹ Il rappelle la légende du Centaure Chiron qui guérit d'une blessure au pied grâce à cette plante.

caryologique, seraient encore nécessaires pour élucider les rapports existant entre les membres de la section *Euerythraea*. » Or, au moment où nous avons commencé nos recherches, seules quatre espèces de *Centaurium* avaient fait l'objet d'une étude cytologique ; les données obtenues étaient d'ailleurs discordantes, de sorte que LÖVE et LÖVE (1961) ne savent pas quel nombre de base il convient d'attribuer à ce genre : $x = 7 ?$, $17 ?$, $19 ?$

Nous résumons ci-dessous les comptages des auteurs qui nous ont précédé :

	<i>n</i>	<i>2 n</i>	Auteurs
<i>Centaurium umbellatum</i> Gilib.		42	RORK
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	env. 19		WULFF
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	21		TARNAVCHI
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	env. 17		WARBURG
<i>Centaurium vulgare</i> Raf.	env. 19		WULFF
<i>Centaurium vulgare</i> Raf.	env. 28		WARBURG
<i>Centaurium spicatum</i>		22	DE MESQUITA RODRIGUES

Depuis 1961, quelques autres numérations ont été publiées, notamment celles de BRINK (1964), de R. FERNANDES (1965) et de KHOSHOO (1966). Nous en parlerons à propos des espèces qu'elles concernent.

Au point de vue systématique, GRISEBACH (1839) a classé les espèces de *Centaurium* en quatre sections :

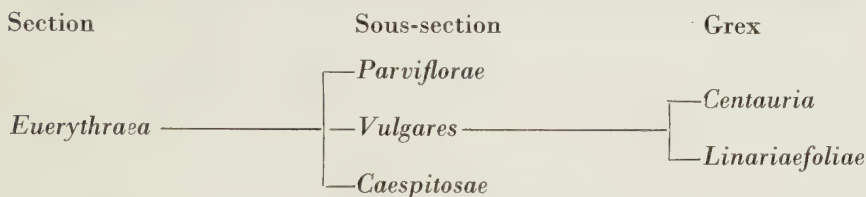
<i>Euerythraea</i>	Griseb.
<i>Trichostylus</i>	Griseb. (espèces d'Amérique)
<i>Spicaria</i>	Griseb.
<i>Xanthea</i>	Reichb.

RONNIGER (1916), de son côté, a groupé les *Centaurium* d'Europe en six sections :

<i>Parviflorae</i>	Ronn.
<i>Centauria</i>	Wittrock
<i>Linariaefoliae</i>	Wittrock
<i>Caespitosae</i>	Ronn.
<i>Spicaria</i>	Griseb.
<i>Xanthaea</i>	Reichb.

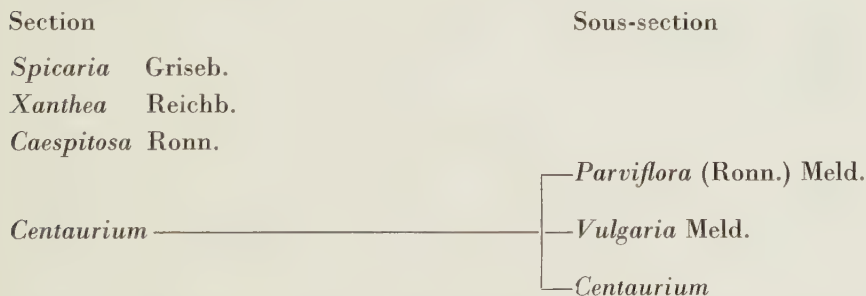
MELDERIS (1931) a tenté d'élucider les rapports entre les espèces de la section *Euerythraea* en se basant sur la morphologie et sur ses expériences de croisements. Il a tenté, pour la première fois, d'appliquer

à ce genre les méthodes de la taxonomie expérimentale. A la suite de ce travail, MELDERIS a créé des sous-sections, réunissant les espèces affines.



C'est ainsi qu'il classe les *Centaurium minus* et *Centaurium vulgare* dans la sous-section *Vulgares* Meld. Ils y constituent respectivement les espèces types du grex *Centauria* (Wittr.) Meld. et du grex *Linariaefoliae* (Wittr.) Meld., alors que *Centaurium pulchellum* fait partie de sa sous-section *Parviflorae* (Ronn.) Meld., et *Centaurium scilloides* de sa sous-section *Caespitosae* (Ronn.) Meld.

Les résultats de nos recherches nous ont conduit à modifier quelque peu ces classifications. Nous inspirant des auteurs précédents, nous proposons de classer les espèces européennes du genre *Centaurium* de la manière suivante :



Au point de vue biogéographique, c'est un genre cosmopolite. Il est largement répandu en Europe, surtout dans le Bassin méditerranéen où sont représentées presque toutes les espèces européennes. Celles-ci comprennent de très nombreuses formes qui semblent reliées les unes aux autres par des intermédiaires. Certaines espèces telles que *Centaurium maritimum*, *spicatum*, *barrelieri*, *gypsicola*, *favargerii*, *tenuiflorum* et *majus* sont confinées à la région méditerranéo-atlantique ; d'autres, telles que *Centaurium minus*, *pulchellum*, *vulgare* s'étendent jusqu'au centre et au nord de l'Europe. Deux espèces *scilloides* et *chloodes* se rencontrent uniquement le long des côtes atlantiques.

Comme l'ordre dans lequel on présente les sections est absolument arbitraire, nous avons décidé, pour faciliter la lecture des pages qui suivent, de procéder en allant du plus simple au plus compliqué. Nous présenterons donc d'abord nos résultats sur les sections *Spicaria* et *Xanthea* qui posent peu de problèmes systématiques, pour terminer par la section *Centaurium* et plus particulièrement par le groupe du *Centaurium minus* qui est le plus difficile.



A. SECTION *SPICARIA* GRISEB.

Centaurium spicatum (L.) Fritsch ap. Janchen

Introduction

C'est la seule espèce de la section *Spicaria* Griseb. que nous avons pu étudier. Cette section compte d'autres espèces, telles *Centaurium subspicatum* (Velen.) Druce, *C. babylonicum* (Griseb.) Druce, qui ne sont peut-être que des formes de *Centaurium spicatum*. *Centaurium australe* (R. Br.) Druce, très fréquent en Australie, semble très voisin de *Centaurium spicatum* d'après des échantillons d'herbier. Cette section compte en outre *Centaurium sebaeoides* (Gray) Druce, espèce endémique des îles Hawaii, qu'il serait fort intéressant d'étudier.

Centaurium spicatum est une espèce très répandue dans le Bassin méditerranéen (carte 5) ; elle se reconnaît facilement à son inflorescence composée d'épis unilatéraux, à ses fleurs petites, roses ou blanches, subsessiles. Elle est annuelle et sa floraison est relativement tardive.

En 1965, après des études minutieuses, en particulier des cultures comparées, R. FERNANDES a décrit deux variétés : *condensatum* et *brachyanthum*.

Notons toutefois que, comme les autres Erythraeinées, cette espèce n'échappe pas à un très grand polymorphisme. Nous l'avons souvent rencontrée pauciflore et naine dans les endroits relativement secs, multiflore et très bien développée dans les endroits plus humides.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 32 populations.

DE MESQUITA RODRIGUES¹ (1953) a compté le premier le nombre chromosomique de cette espèce sur du matériel du Portugal, nombre que nous avons confirmé en 1961, en ajoutant l'étude de la méiose que l'auteur portugais n'avait pas abordée. Depuis lors, d'autres comptages de différentes localités nous ont permis de confirmer ce résultat (carte 5).

La méiose est toujours régulière ; il n'y a pas d'anomalie morphologique des chromosomes ni de chromosomes surnuméraires. A la mitose, les 22 chromosomes paraissent avoir une constriction médiane à sub-médiane (photo 15, pl. VI et fig. 9, p. 120).

R. FERNANDES a observé également 11 chromosomes à la méiose et 22 chromosomes à la mitose sans aucune anomalie chez la var. *condensatum*. Elle ne semble pas avoir étudié le caryotype de la var. *brachyanthum*.

Ecologie

Cette espèce, contrairement à d'autres Erythraeinées, semble pouvoir s'adapter à des terrains de nature variable. Dans l'*Agropyreto-inuletum crithmoidis* faisant partie du *Salicornion fruticosae*, « elle est liée, comme le souligne BRAUN-BLANQUET (1952), aux sols mouillés pendant la plus grande partie de l'année et qui, en se desséchant en été, se crevassent à la surface. Ces sols limoneux, de couleur grise, assez compacts, sont riches en calcaire et en chlorure de sodium et souvent pourvus à 1-2 cm. de profondeur d'un horizon noir d'encre, sulfuré, de 1-10 cm. d'épaisseur ». Dans l'*Heleochoetum schoenoidis*, elle est liée à un sol faiblement halophile. Dans d'autres endroits, nous l'avons trouvée sur sol compact marneux ou encore dans les dépressions sur un sol sablonneux, perméable entre les dunes. Nous l'avons observée également dans l'*Agrostideto-ageretum*, le *Polycnemo-linarietum*, le *Soncho-juncetum maritimi*.

¹ Ignorant à l'époque le travail de DE MESQUITA RODRIGUES (1953), nous nous étions attribué, par erreur, la priorité du nombre chromosomique de cette espèce.

Discussion

Centaureum spicatum, avec son nombre gamétique $n = 11$, occupe une position isolée. Il serait intéressant de voir si les autres espèces de la section *Spicaria* possèdent le même nombre chromosomique. Cette section semble donc bien isolée, non seulement du point de vue morphologique, mais également du point de vue caryologique.

Synonymie

Centaureum spicatum (L.) Fritsch ap. Janchen
1907 Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien V, 97.

Basionyme :

Gentiana spicata L.

1753 Spec. Pl., 230, excl. syn. J. Bauh.

Hippion spicatum

1796 Schmidt Roem. Arch. I, 11

Chironia spicata

1798 Willd. Sp. pl. 1-2, 1069 excl. syn. Bauh.

Erythraea spicata

1805 Pers. Syn. I, 283.

Centaurodes spicatum

1891 Ktze Revis. gen. Pl. II, 426.

Centaureum spicatum var. *brachyantum*

1965 Fernandes, R. Anuário soc. brot. XXXI, 25.

Centaureum spicatum var. *condensatum*

1965 Fernandes, R. Anuário soc. brot. XXXI, 26.

B. SECTION *XANTHEA* REICHB.

Centaureum maritimum (L.) Fritsch ap. Janchen

Introduction

Seul représentant de la section *Xanthea*, cette espèce est également la seule à avoir des fleurs jaunes. Elle se reconnaît donc au premier coup d'œil.

Comme le mentionne DE LITARDIÈRE (1955), « Les diverses variétés qui ont été distinguées à l'intérieur du *C. maritimum* en particulier par Rouy (*Erythraea maritima* α *angustifolia* (D. C.) Rouy, β *lutea* (Bertol.)

Griseb., *γ pumila* (Gouan) Rouy, *δ occidentalis* (D. C.) Rouy), n'ont certainement pas la valeur de races. Elles sont basées sur la taille de la plante — qui peut atteindre 37 cm., — la tige parfois divisée à la base, la forme des feuilles, celle des lobes de la corolle, obtusiuscules ou subaigus. Ce sont là, à notre avis, de simples états individuels. » LANGE (in WILLKOMM et LANGE 1870), de son côté, décrit une espèce affine *brevipes*, et SENNEN (1930), une variété *chrysogoni*. Nos observations confirment l'opinion de DE LITARDIÈRE. En effet, cette espèce est extrêmement variable suivant les conditions écologiques, en particulier le degré d'humidité. Nous l'avons rencontrée à l'Estelle (Hérault) à l'état minuscule, uniflore une année, alors qu'elle était robuste, multiflore, comparativement géante l'année suivante. Dans une population, nous avons observé plus d'une fois de grandes différences de taille d'un individu à l'autre.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 12 populations.

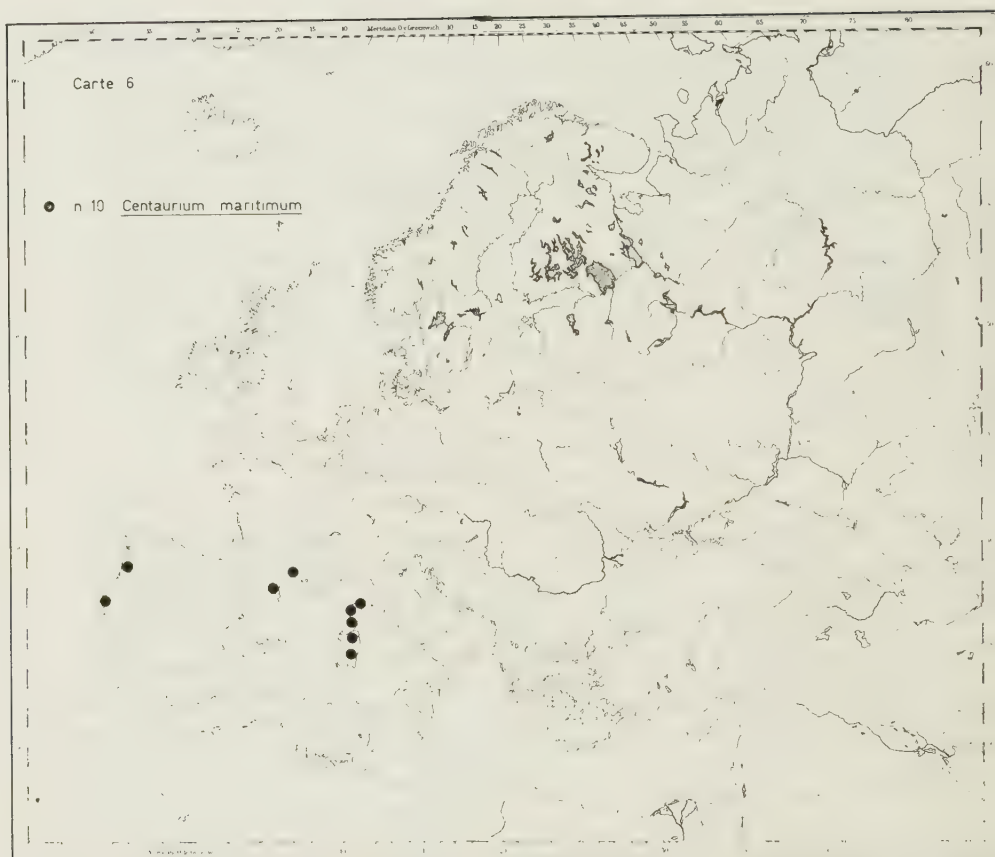
En 1961, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique $n = 10$ (et $2n = 20$, fig. 10, p. 120) sur du matériel portugais. Depuis lors, nous avons eu l'occasion de confirmer ce résultat sur du matériel d'autres provenances (carte 6). La méiose se déroule régulièrement. Nous n'avons pas observé d'anomalie chromosomique ni de chromosomes B. A la mitose, les chromosomes paraissent avoir une constriction médiane à submédiane. Il n'y a pas de différences de taille notoire entre les chromosomes d'un individu et ceux d'un autre (photos in *Bull. Soc. Bot. suisse* 71, fig. 9 et 10, p. 20).

Ecologie

Les données bibliographiques concernant l'écologie de cette espèce sont peu nombreuses. BRAUN-BLANQUET (1952) la signale comme caractéristique de l'alliance *Isoetion* Br.-Bl. (1931). Il la mentionne plus particulièrement dans les associations suivantes : *Laurentiето-anthocere-tum dichotomi* et *Isoetetum Duriaei* faisant partie de l'*Isoetion*. Nous l'avons rencontrée également dans des associations telles que *Isoetetum setacei*, *Helianthemetum guttati* et *Ornithopodiето-helianthemetum tubera-riae*.

Discussion

La présence du nombre gamétique $n = 10$ chez *Centaurium mari-timum* semble montrer que la section *Xanthea* n'est pas très éloignée des sections *Centaurium* et *Caespitosa*. En effet, comme nous le verrons ci-dessous, il y a dans ces sections plus d'une espèce à $n = 10$: *Centau-rium minus*, *C. majus*, *C. tenuiflorum*, *C. gypsicola*, *C. barrelieri*, *C. favargeri*, *C. scilloides*.



Selon SCHARFETTER (1953) la couleur jaune de la fleur serait un caractère primitif chez *Gentiana*. Il est probable que *Centaurium maritimum* représente un type ancien au sein du genre *Centaurium*. Contrairement aux espèces du genre *Blackstonia*, le diamètre des grains de pollen, dans le genre *Centaurium*, n'offre pas de grande différence d'une espèce à l'autre ; ainsi *Centaurium maritimum* ne se distingue pas des autres espèces diploïdes, comme nous l'avions tout d'abord supposé.

D'autre part, l'ancienneté de cette espèce est attestée par son écologie stricte. Elle ne se développe bien qu'en des endroits humides, des marécages temporaires, sur sol argilo-siliceux ou sur marnes.

Les associations dans lesquelles on rencontre *Centaurium maritimum*, en particulier le *Laurentiето-anthoceretum* et l'*Isoetetum*, font partie de l'ordre *Isoetetalia*. Dans ce même ordre, nous trouvons le *Cicendietum filiformis*. Or, nous avons vu plus haut (p. 49) qu'il y avait quelque analogie entre les stations de certaines Erythraïnées en Afrique tropicale et le *Cicendietum* d'Europe méridionale et atlantique.

Comme *Cicendia* et *Microcala* (selon FAVARGER 1960) et mieux encore que les espèces de *Blackstonia*, *Centaurium maritimum*, qui est une espèce diploïde, représenterait le reste d'une flore « subtropicale hygrophile qui au Tertiaire aurait été largement répandue et diversifiée en Europe ».

De tout ce qui précède, nous croyons pouvoir conclure que *Centaurium maritimum* est une espèce ancienne, peut-être une des plus anciennes du genre *Centaurium*.

Synonymie

Centaurium maritimum (L.) Fritsch ap. Janchen
1907 Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien V, 97.

Basionyme :

Gentiana maritima L.
1767 Mant. I, 55.

Gentiana pumila
1765 Gouan Fl. monsp. 35, 473 ; non Jacq. (1762).

Chironia maritima
1798 Willd. Sp. pl. I. 2, 1069 ; non Eckl. (1830).

Erythraea maritima
1805 Pers. Syn. I, 283.

Chironia occidentalis
1815 DC. Fl. fr. V, 428.

Erythraea lutea
1819 Roem. et Schult. Syst. IV, 171.

Erythraea maritima var. α *angustifolia* (DC.)
1908 Rouy Fl. Fr. X, 246.

Erythraea maritima var. β *lutea* (Bertol.)
1908 Griseb. in Rouy Fl. Fr. X, 246.

Erythraea maritima var. γ *pumila* (Gouan)
1908 Rouy Fl. Fr. X, 246.

Erythraea maritima var. δ *occidentalis* (DC.)
1908 Rouy Fl. Fr. X, 246.

C. SECTION CAESPITOSA RONN.

Centaurium scilloides (L. f.) Druce

Introduction

Le nom de cette espèce atlantique, remarquable par la beauté de ses fleurs, a été l'objet de très nombreuses controverses sur lesquelles nous ne reviendrons pas. Il suffira de lire l'article de LE JOLIS (1896)

« Quel nom doit porter l'*Erythraea diffusa* Woods ? » pour en avoir une idée. La synonymie très complexe qui est liée à cette espèce provient du fait qu'elle a été découverte et décrite par des auteurs différents dans des régions assez éloignées : les Açores (*Gentiana scilloides* L. fil., *Erythraea Massoni* Sweet); le Portugal (*Gentiana portensis* Brotero, puis *Erythraea portensis* Hoffm. et Link); la Normandie (*Chironia peploides* Le Jolis); la Grande-Bretagne (*Erythraea diffusa* Woods). Les divers auteurs qui lui ont attribué une description et un nom ignoraient sans doute l'existence de cette plante en d'autres régions.

SCHMIDT (1828) signale deux variétés au Portugal : *erecta* et *acutiflora*.

SEUBERT (1844) distingue deux formes aux Açores : « a) forma *major* ; b) forma *pumilior* ».

De son côté, WATSON, la même année, décrit deux variétés aux Açores : var. *minor* seu *montana*, var. *major* seu *maritima*. Il indique des sous-variétés qu'il ne nomme pas.

Ces variétés ou formes ne semblent pas avoir retenu l'attention d'autres auteurs par la suite. Pour notre part, nous pensons qu'il s'agit de simples différences individuelles. En effet, cette espèce comme les autres *Erythraeinae* est très variable, ainsi que le souligne WATSON (*op. cit.*). Notons que nous n'avons pas observé de différence morphologique entre les individus du Portugal et ceux d'Angleterre. Nous avons eu l'occasion d'examiner des exsiccata des Açores, qui ne semblaient pas différents des autres populations. A San Bento (Portugal), nous avons trouvé des individus à fleurs blanches.

Recherches cytologiques

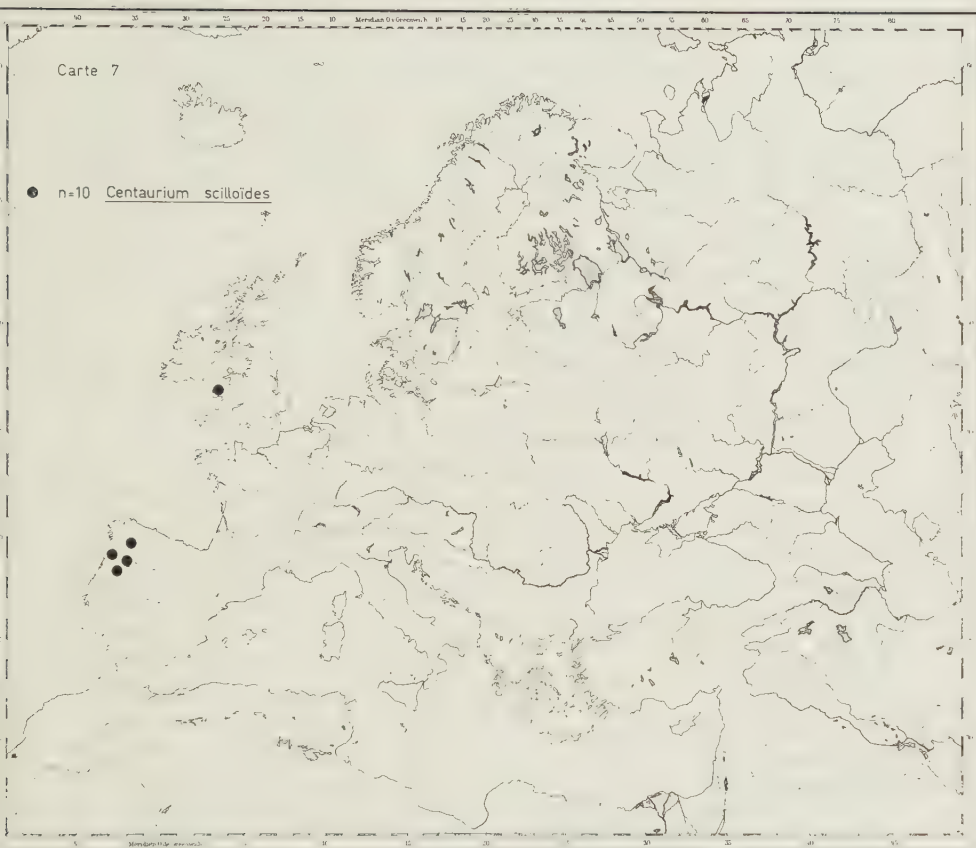
Elles ont porté sur 6 populations.

En 1967, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce sur du matériel que nous avons eu l'occasion de récolter et de fixer au Portugal et en Espagne. Récemment, nous avons eu le plaisir de trouver cette espèce dans le Pembrokeshire. Il s'agit là, de la station la plus nordique de son aire de répartition.

Sur plusieurs mitoses somatiques de pièces florales, nous avons compté $2n = 20$ (fig. 11, p. 120). Il y a deux chromosomes nettement plus allongés, les autres sont petits et trapus. Ils paraissent tous avoir une constriction médiane à submédiane, mais celle-ci est peu prononcée. Aux métaphase I et anaphase I et II de la microsporogénèse, nous avons compté facilement $n = 10$ (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 90, 1967, p. VII). Les stations où nous avons récolté et fixé les boutons de *Centaurium scilloides* sont consignées sur la carte 7.

Distribution géographique et écologie

Le *Centaurium scilloides* peut être considéré comme une espèce *euatlantique* à aire actuellement très disjointe : Açores, nord-ouest du Portugal, nord-ouest de l'Espagne, Normandie, Pembrokeshire. La



spontanéité de la plante dans son unique localité des Iles britanniques a été discutée par WILMOTT (1918) dans un article intitulé *Erythraea scilloides* in Pembrokeshire.

Certes, il n'est pas exclu que *Centaurium scilloides* soit d'introduction récente au Royaume-Uni ; toutefois, l'aire totale disjointe de cette espèce et sa présence aux Açores parlent bien plutôt en faveur de l'ancienneté de ses établissements. La disjonction observée est même moins grande que chez *Erica Mackaiana* (Irlande, Péninsule ibérique) d'après POLUNIN (in CROIZAT, 1968, p. 32). Le type de distribution rappelle aussi celui de « *Statice dubyi* », d'après PIGNATTI (1963). CROIZAT (*op. cit.*) est d'avis que des aires de ce type « étaient établies déjà bien avant le Pliocène ».

Au point de vue écologique, la plante est liée à des sols pauvres en éléments minéraux, où croissent des Génistées, des Ericoïdées et parfois des Sphaignes. Elle est relativement sténophile et occupe dans les régions que nous avons visitées des stations très isolées.

Discussion

Dans une note antérieure (ZELTNER 1967), nous avons admis qu'il y avait un lien phylogénétique entre le *Centaurium scilloides* (diploïde) et le *Centaurium chloodes* (tétraploïde) en ce sens que le premier aurait pu être l'ancêtre du second. Tous deux en effet sont confinés à la région atlantique et ces deux espèces ont une certaine ressemblance morphologique. L'examen plus détaillé de notre matériel (plantes vivantes et exsiccata) nous a convaincu qu'une telle hypothèse était assez peu vraisemblable. *Centaurium chloodes* (voir ci-dessous) appartient au groupe du *Centaurium vulgare*. Quant au *Centaurium scilloides*, seule espèce européenne vivace du genre *Centaurium*, il nous apparaît aujourd'hui comme un taxon très isolé et vraisemblablement fort ancien. Sa pérennité, son port si particulier traînant et diffus, sa souche forte presque ligneuse, ses fleurs très grandes, ses feuilles ovales orbiculaires, font qu'il ne ressemble vraiment à aucune autre espèce européenne.

Il existe entre cette espèce et le *Centaurium venustum*¹ de Californie une vague analogie, mais sans une étude préalable, nous ne pouvons dire si celle-ci repose sur une parenté ou une convergence.

Nous pensons donc que le *Centaurium scilloides* est une des espèces européennes les plus anciennes du genre *Centaurium* comme paraissent le prouver sa position systématique isolée, son nombre chromosomique diploïde, son aire disjointe et sa sténocécie.

Au même titre que *Microcala* et *Cicendia*, dans le domaine méditerranéen et atlantique, ou que *Centaurium maritimum* en Méditerranée (voir p. 64), le *Centaurium scilloides* a dû faire partie de cette végétation actuellement plus ou moins relictuelle des sols oligotrophes que SCHMID (cité par FAVARGER 1960) date du Tertiaire moyen.

Son aire actuelle apporte un nouvel exemple à l'appui de l'hypothèse de CROIZAT (*op. cit.*) sur l'ancienneté de certaines distributions dans le domaine atlantique.

Synonymie

Centaurium scilloides (L. f.) Druce

1917 Rep. Bot. Exch. Club 1916, 614.

Basionyme :

Gentiana scilloides L. f.

1781 Suppl., 175.

Gentiana portensis

1804 Brotero Fl. Lusit. I, 278.

Erythraea portensis

1809 Hoffm. et Link Fl. Port. I, 351, t. 66a.

¹ Les graines de *Centaurium venustum* que nous avons reçues du professeur H. Lewis n'ont malheureusement pas germé, de sorte que nous n'avons pu compter les chromosomes de l'espèce américaine.

Erythraea Massoni

1830 Sweet Hort. Brit. ed. 2, 363, nomen solum.

Erythraea diffusa

1863 Woods in Comp. Bot. Mag. II, 274.

Centaureum peploides

1847 Le Jolis in Mém. Soc. Linn. Normand, 1846, 4.

Erythraea scilloides

1860 Chaub ex Puel in Bull. Soc. Bot. France VII, 502.

Centaureum scilloides var. *portense*

1919 Druce in Rep. Bot. Exch. Club 1919, 290.

D. SECTION *CENTAURIUM*

1. Sous-section *Vulgaria* Meld.

Centaureum barrelieri (Duf.) F.Q. et Rothm.

(= *Erythraea barrelieri* Duf.)

Introduction

Dans un travail précédent (ZELTNER 1963), nous avons attribué à cette belle espèce endémique de la Péninsule ibérique (photos in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 86, 1963, pl. III) le nom de *Centaureum majus* (Hoffmgg. et Link) Ronn. à la suite de DE LITARDIÈRE (1955). Voici ce qu'il écrit : « D'après K. Ronniger (in litt.), c'est à tort que Rouy (1887) (in *Bull. Soc. Bot. Fr.* XXXIV, 444, 445 et *Fl. Fr.* X, 239) identifie l'*Erythraea sanguinea* Mab. avec l'*E. major* Hoffmgg. et Link (*Fl. port.* I. 349, t. 65 (1809)) et avec l'*E. Boissieri* Willk. (in *Linnaea* XXV, 48 (1852)). L'*Erythraea major* Hoffmgg. et Link (= *E. Barrelieri* Duf. in *Bull. Soc. Bot. Fr.* VII, 351 (1860)) est une espèce ibérique, très distincte : *Centaureum majus* (Hoffmgg. et Link) Ronn (in *Mitt. naturw. Ver. Steierm.* III, 320 (1916) (« *C. major* »), à fleurs très grandes et dont les feuilles sont aussi étroites que celles du *C. lineariaefolium* (Lamk.) Beck. » En note infrapaginale il précise encore : « Contrairement aux Règles de la Nomenclature, Pau (1922) (ap. Sennen in *Sched. Pl. Esp.* n. 2194, *Nuev. contrib. est. fl. Granada* in *Mem. mus. cienc. nat. Barcel.* ser. bot. I, n. 1, 56 et *Bol Soc. ibér. scienc. nat.* XX, 178) a nommé cette espèce *C. cymosum* (Webb) Pau (= *Erythraea lineariaefolia* Pers. var. *cymosa* Webb *It. hisp.* 28 (1838) ; l'auteur (in *Nuev. contrib. l. c.*) envisage l'*Erythraea major* Hoffmgg. et Link comme différent en constituant le *C. umbellatum* δ *major* Pau. »

Cependant PAU (1922) dans « Nuev. cont. » (*op. cit.*) justifie la place qu'il donne à *Erythraea major* Hoffm. et Link.

D'autre part, ROUY (1887) et MARIZ (1899) distinguent clairement les deux espèces *E. barrelieri* Duf. et *E. major* Hoffm. et Link.

Nous pouvons donc conclure qu'*E. barrelieri* Duf. est bien une espèce distincte de *E. major* Hoffm. et Link par la morphologie surtout, mais également par la répartition géographique. Comme l'a fort bien noté ROUY, *E. barrelieri* est une espèce particulière à l'Espagne orientale. Or, HOFFMANSEGG et LINK ont décrit leur espèce sur des plantes portugaises. Il ne semble pas qu'*E. barrelieri* Duf. existe au Portugal. Par conséquent la synonymie établie par RONNIGER in DE LITARDIÈRE (1955) ne peut être retenue, et le nom de *Centaurium majus* (Hoffm. et Link) Ronn. doit être abandonné pour désigner l'*Erythraea barrelieri*.

WEBB (1838) dans « Iter hispaniense » décrit un taxon récolté à Sagunto : *Erythraea linariaefolia* Pers. var. *cymosa*.¹ La description de cette plante permettrait de l'identifier à *E. barrelieri* Duf. d'après PAU.

Cependant cette plante a été récoltée à Sagunto. Or, WILLKOMM dans « supplementum Prodrumi Florae hispanicae » pense qu'il s'agit de *Erythraea gypsicola* Boiss. et Reut. Il note l'observation suivante : « Ad hanc speciem probabiliter referenda est planta valentina a cl. Pau in collibus gypsaceis (inde Sagunto ad Aragoniam usque) indicata. » Si l'on suit WILLKOMM, cette espèce est donc différente de l'*E. barrelieri* Duf. Dès lors, il ne subsiste pour désigner la plante de Mora de Ebro que le nom spécifique *barrelieri* et, à la suite de FONT QUER et ROTHMALER, nous pensons que cette espèce doit porter le nom de *Centaurium barrelieri* (Duf.) F. Q. et Rothm.

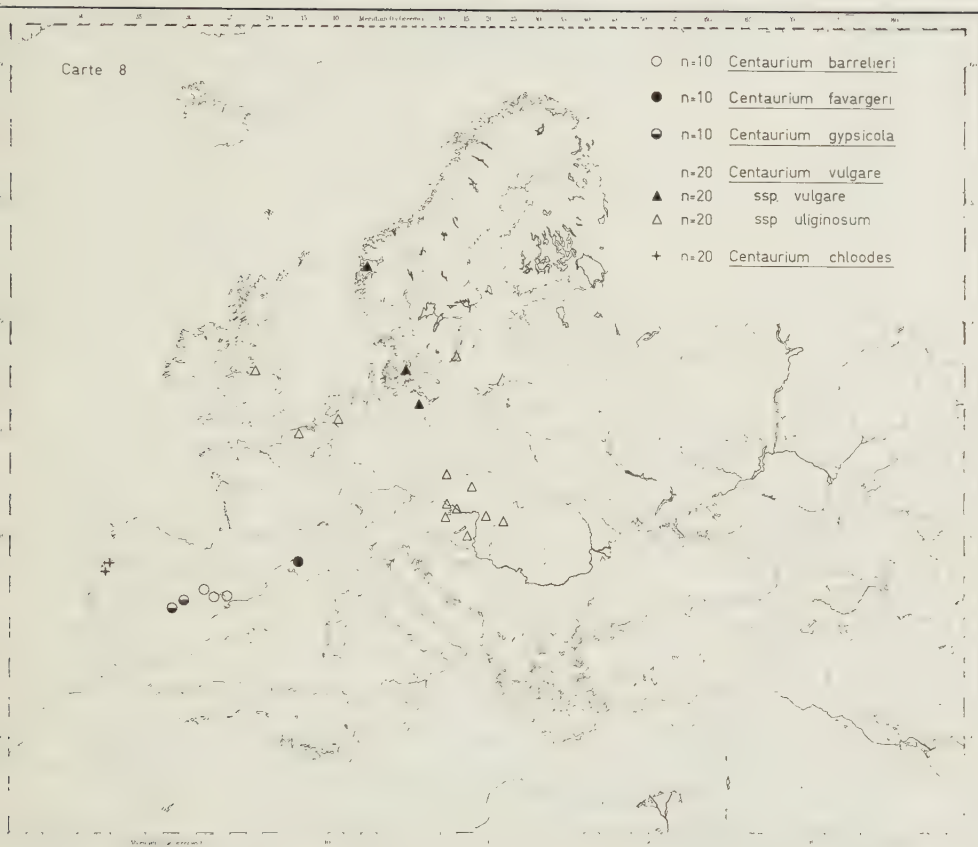
Recherches cytologiques

En 1963, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce endémique de la Péninsule ibérique sur du matériel de Mora de Ebro. (Notons que DUFOUR a décrit cette espèce en 1860 sur des plantes récoltées entre autres dans cette station qui représente le « locus classicus ».)

Deux autres comptages viennent confirmer nos résultats antérieurs (carte 8).

Sur plusieurs mitoses somatiques de pièces florales, nous avons compté $2n = 20$ (fig. 12, p. 120). Il y a deux chromosomes légèrement allongés, les autres sont petits et trapus. Ils paraissent tous avoir une constriction médiane à submédiane, mais celle-ci est peu prononcée.

¹ Nous n'avons malheureusement pas pu voir le type de la var. *cymosa* de WEBB de l'*Erythraea linariaefolia*. Nous ne pouvons donc savoir s'il correspond vraiment à l'*Erythraea barrelieri* Duf. 1860, ce qui obligerait, le cas échéant, à rétablir le nom de *Centaurium cymosum* (Webb) Pau. Toutefois, nous pensons que FONT QUER et ROTHMALER ont dû examiner ce problème avant de proposer le maintien de l'épithète de DUFOUR. Nous serions enclin à faire confiance à ces auteurs, d'autant plus que WILLKOMM et LANGE ont émis des doutes sur l'appartenance à *Centaurium barrelieri* de la plante de Sagunto récoltée par Webb.



Aux métaphases et anaphases I de la microsporogénèse, nous avons compté exactement $n = 10$ (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 86, 1963, pl. II). Nous n'avons pas observé d'anomalies de la méiose.

Distribution géographique et écologie

Cette espèce diploïde présente une aire de répartition géographique limitée à la partie orientale de l'Espagne. Elle s'étend du sud de la Catalogne (province de Tarragone et des bords de l'Ebre à la frontière de la province de Lerida) à l'Aragon (sud de la province de Saragosse et province de Terruel), Valence et à Murcie. Elle se développe sur les falaises argilo-calcaires de la partie inférieure du cours de l'Ebre. On la rencontre également en bordure des forêts de pins d'Halep. Elle est considérée comme espèce caractéristique de l'*Euphorbieto-Stipetum*.

Nous envisagerons la place qu'il convient de donner à ce taxon après avoir étudié les taxons voisins : *C. gypsicola* et *favargeri*.

Synonymie

Centaurium barrelieri (Duf.) F. Q. et Rothm.
1940 Brotéria IX, 150.

Basionyme :

Erythraea Barrelieri Duf.
1860 Bull. Soc. bot. Fr. VII, 351.

*Centaurium gypsicola*¹ (Boiss. et Reut.) Ronn.

Introduction

Centaurium gypsicola a été décrit pour la première fois par BOISSIER et REUTER en 1852 sous le nom *Erythraea gypsicola*. En 1917, le nom d'espèce a été transféré dans le genre *Centaurium* par DRUCE. En 1921, PAU le transfère à nouveau dans le genre *Centaurium*, ignorant sans doute la publication de DRUCE de 1917. COSTA (1864) décrit une var. *triphylla* qui serait, d'après WILLKOMM et LANGE (1870), la var. *tenuifolia* Griseb. de l'*Erythraea linarifolia* Persoon.

Recherches cytologiques

En 1967, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce endémique de la Péninsule ibérique, sur deux populations des environs de Madrid (carte 8).

Sur de nombreuses anaphases I de la microsporogénèse, nous avons compté sans difficulté $n = 10$ (fig. 13, p. 120 et photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 90, 1967, pl. VII). La méiose se déroule très régulièrement. Il n'y a pas d'anomalies chromosomiques.

Distribution géographique et écologie

Cette espèce possède une aire très limitée; elle semble en effet liée par ses exigences écologiques aux collines gypseuses, arides de la Nouvelle Castille et du nord-ouest de la Catalogne. En Catalogne, et plus précisément au sud de la province de Lerida, son aire semble chevaucher celle de *Centaurium barrelieri*. Aux environs de Madrid, elle se développe en colonies très denses aux bords des chemins, en terrains humides le long des talus suintants, au fond de petits vallons. Nous l'avons recherchée en vain aux environs de Taltahull, Sanahuja, Balaguer et Gerp,

¹ RONNIGER (1916), DRUCE (1917) et PAU (1921) ont pris à tort *gypsicola* comme un adjectif et l'ont accordé en le transférant dans le genre *Centaurium* (*Centaurium gypsicolum* (Boiss. et Reut.) Ronn. 1916 ou *Centaurium gypsicolum* (Boiss. et Reut.) Druce 1917). Il s'agit d'un substantif placé en apposition, cf. *Hieracium alpicola*. Nous rétablissons ici le nom correct *Centaurium gypsicola*.

où l'avait signalée COSTA (1864). Nous avons trouvé dans cette région d'autres *Erythraeïnées* : *Blackstonia perfoliata*, *B. acuminata*, *Centaurium grandiflorum* et *C. pulchellum*.

Pour la discussion voir page 80.

Synonymie

Centaurium gypsicola

Centaurium gypsicolum (Boiss. et Reut.) Ronn.

1916 Mitt. Naturw. Ver. Steierm. 52, 320.

Basionyme :

Erythraea gypsicola Boiss. et Reut.

1852 Pug. 76.

Centaurium favargeri Zeltner

Introduction

En 1786, LAMARCK donne une description sommaire d'une espèce qu'il nomme *Gentiana linariaefolia* (Enc. II, p. 641). Il rapporte cette description aux plantes représentées par les trois figures 423, 435 et 436 de l'ouvrage de BARRELIER (1714). En 1805, PERSOON décrit une espèce sous le nom *Erythraea linarifolia* qu'il met en synonymie avec *Gentiana linariaefolia* de LAMARCK et précise qu'il s'agit de la plante représentée par la figure 423 de l'ouvrage de BARRELIER. La description est sommaire ainsi que la distribution géographique « hab in Europa australi. Hispania etc... » De son côté, LOISELEUR-DESLONGCHAMPS nomme *Chironia linarifolia* une plante qu'il met en synonymie avec « *Gentiana Linarifolia* Lam. Dict. 2, p. 641 *Erythraea Linarifolia* Pers. synop. I, p. 283, et *Centaurium minus purpureum angustifolium* Barr. Ic. 423 ». Il ajoute : « Cette nouvelle espèce pour la Flore a été trouvée par M. Requier, sur les bords de la Durance à quelques lieues d'Avignon. Elle fleurit en août et septembre ; ses fleurs sont d'une couleur rose un peu foncée. » Or, DUFOUR (1860) rapporte son espèce *Erythraea Barrelieri* également à la figure 423 de BARRELIER et il ajoute : « Je suis surpris que la synonymie de Barrelier n'ait point été citée. Cet auteur dit que la fleur est trois fois plus grande que celle de l'*Erythraea Centaurium* et que ses feuilles sont linéaires. Ces deux traits s'adaptent parfaitement à notre espèce qui ne vit pas dans les lieux humides comme l'*Erythraea linarifolia* (in DC. Prodr., t. IX, p. 59). »

LOISELEUR-DESLONGCHAMPS lui-même confond donc deux espèces distinctes ; le *Centaurium linariaefolium* des bords de la Durance et le *Centaurium barrelieri* endémique espagnole qui a des fleurs très grandes.

La figure 423 se rapporte sans aucun doute à la plante d'Espagne, mais non à celle d'Avignon. La figure 435, par contre, pourrait correspondre à *Centaureum linariaefolium* des bords de la Durance.

Par la suite, la description vague de cette plante ainsi que son identification peu précise ont induit en erreur de nombreux floristes qui l'ont confondue avec *Centaureum vulgare*. REICHENBACH (1825) place en synonymes ces différentes espèces.

En conséquence, il semble bien que cette espèce n'ait jamais été définie de façon précise. Les noms *linariaefolium* et *linarifolium* désignent tour à tour des espèces fort distinctes, du Midi de la France, d'Espagne, d'Europe centrale, etc... Il s'agit donc d'une « species dubia » et nous proposons, pour désigner notre plante, le nom de *Centaureum favargerii*. En voici la description :

Planta scabrida et tomentella, glaucescens aut cinereovirens, uni — aut multicaulis ; caules 10-20 cm. erectae strictae a medio vel a basi ramosae, saepe dense ramosissimae, rami erecti quadrangulati ; foliae crassiusculae lineari-oblongae vel lineariae, basilares in rosulam compactam dense congestae, infimae abbreviatae, ceterae duplo longiores, omnes basin versus sensim attenuatae, sublingulatae, caulinae superiores dimidio breviores et angustiores, flores parvae subpedunculatae, cymae coarctatae paniculam pyramidatam vel subfastigiatam formantes ; calyx sub anthesi tubum corollae roseae subaequans, laciniis inaequalibus, linearibus mucronatis ad cymam carinatis, ad carinam scabridis denticulatis ; lobae corollae ovato-lanceolatae vel oblongae vel obtusae ; capsula bilocularis.

Numerus chromosomatum $n = 10$.

In locis humidis arenosis, uliginosis et salsuginosis. Hab. in Gallia, in regione avennica et monspessulana.

Typus in herbario neocomensi. Leg. Zeltner N° 245. 14.7.1962.

Recherches cytologiques

En 1966, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce ibéro-provençale. Nous avons récolté les rosettes de cette plante dans les graviers de la Durance, à Cheval-Blanc (Vaucluse) (carte 8), en juillet 1962. La plante n'a fleuri que l'année suivante au jardin botanique de Neuchâtel (photo 17, pl. VII). Les boutons floraux ont été fixés en juillet.

Sur de nombreuses anaphases I de la microsporogénèse nous avons compté exactement $n = 10$ (photo 18, pl. VII et fig. 14, p. 120). Nous n'avons pas observé d'irrégularité aux différents stades de la division.

Nous n'avons observé qu'une seule fois cette espèce qui paraît être de plus en plus rare. Nous l'avons recherchée en vain à Meyrargues et aux environs du cimetière de Palavas, où elle avait été signalée notamment par AUBOUY (1884). Nous avons constaté avec regret que ces localités ont été profondément modifiées et saccagées par l'homme.

Dernièrement, nous sommes retourné à Cheval-Blanc, à l'endroit où nous l'avions récoltée. Malheureusement elle semble avoir disparu. Des installations hydro-électriques modifient constamment le niveau de l'eau et l'endroit où nous l'avions découverte est régulièrement inondé. Nous pensons avec regret qu'elle est vouée à disparaître de cette station.

Elle se développait sur un sol sablonneux, parmi les graviers, dans un lieu frais et ombragé. Nous n'avons pas pu préciser l'association caractéristique où elle croissait.

Discussion

De ce qui précède, nous pouvons conclure que les trois taxons : *Centaurium barrelieri* (Duf.) F. Q. Rothm., *C. gypsicola* (Boiss. et Reuter) Ronn. et *C. favargerii* Zeltner ont le même nombre chromosomique $n = 10$; ils sont aussi très voisins par la morphologie = inflorescence relativement lâche, feuilles étroites, linéaires, les basilaires en rosette serrée. En outre, la mesure du diamètre des grains de pollen de ces trois espèces nous a donné des résultats très voisins :

	<i>C. barrelieri</i>	<i>C. gypsicola</i>	<i>C. favargerii</i>
Diamètre des grains de pollen en $\mu \bar{x}$	23,4	22,4	23,4
σ	1,5	1,2	1,5
Variation	19,5-27,0	19,5-25,5	21,0-25,5
Rapport $\frac{\sigma}{\bar{x}}$	0,064	0,053	0,051
Moyenne générale M	23,07	23,07	23,07
Rapport $\frac{\bar{x}}{M}$	1,013	0,97	1,013

Enfin, ces espèces sont proches aussi par leur distribution géographique qui se limite au secteur nord-ouest du Bassin méditerranéen. Nous pensons que ces trois taxons diploïdes dérivent d'un ancêtre commun, méditerranéen ou méditerranéo-atlantique. Au cours de son évolution, ce taxon a donné naissance par spéciation graduelle, d'une part à *Centaurium favargeri* qui occupe l'aire de distribution la plus disjointe, s'étendant de l'est de la France (bords de la Durance) au Portugal¹, et, d'autre part, au groupe d'espèces endémiques ibériques, représenté par *Centaurium barrelieri* et *Centaurium gypsicola*. Ces deux derniers, très voisins par leur morphologie (un seul caractère les sépare vraiment, la présence de poils fins donnant un aspect tomenteux et une coloration vert cendré à la plante chez *Centaurium gypsicola*), sont sans doute des vicariants écologiques et géographiques : le premier croissant en terrain argilo-calcaire, l'autre exigeant des sols gypseux. On pourrait les considérer aussi comme des *taxons schizoendémiques* (FAVARGER et CONTANDRIOPOULOS 1961). Il y a en effet, comme le disent ces auteurs, des intermédiaires entre la vicariance et le schizoendémisme. Nous reprendrons cette discussion après avoir examiné les deux espèces suivantes (p. 80).

Synonymie

Centaurium favargeri Zeltner

Centaurium linariaefolium

1893 Beck Fl. Nieder. Ost. II, 935 ?

Gentiana Linariaefolia

1786 Lamarck Encycl. II, 641 ?

Chironia linarifolia

1805 Pers. Syn. I, 283 ?

Erythraea linarifolia Pers. *γ tenuifolia*

1839 Griseb. Gen. et sp. Gentian., 143 ?

Centaurium chloodes (Brotero) Samp.

Introduction

Cette espèce a été décrite pour la première fois par BROTERO (1804) sous le nom de *Gentiana chloodes*. L'année suivante, PERSOON (1805) en donne également une description précise, d'après une plante de l'herbier Richard provenant d'Espagne, sous le nom de *Erythraea conferta* : « pumila, stricta ramosa, fol. ovalibus obtusis, flor. sessilibus fasciculatis confertis, cal. cor. tubum ad dimidium aequante ». En 1809, HOFFMANSEGG et LINK la nomment *Erythraea caespitosa*. Enfin, GRISEBACH y voit une variété *β. humilis* de *Erythraea linarifolia* Pers. A ce propos,

¹ Exsiccata de l'herbier de Coïmbre Leg. O sr. Thiers David des Reis, Mira ; 1895.

GRENIER et GODRON (1850) donnent sous *Erythraea chloodes* l'observation suivante: « Nous ne pouvons regarder cette plante comme une simple variété de l'*E. linarifolia* Pers. ainsi que le veut M. Grisebach. Son port et sa végétation, outre les caractères indiqués, n'ont réellement aucun rapport. La description de cette espèce, dans Brotero, ne laisse du reste rien à désirer. »

En 1917, lorsque DRUCE dans ses « Nomenclatorial notes » a transféré les espèces du genre *Erythraea* dans le genre *Centaurium*, il y prit l'épithète de Pers. et a baptisé la plante *Centaurium confertum*. Il est évident, d'après la règle de priorité, que le nom correct est *Centaurium chloodes*.

Recherches cytologiques

En 1961, nous avons déterminé pour la première fois le nombre chromosomique $n = 20$, ($2n = 40$) de cette espèce atlantique, sur des plantes issues de graines qui nous avaient été envoyées du jardin botanique de Chelsea, en Angleterre, sans indication de provenance. En 1962, nous avons pu confirmer notre résultat sur du matériel du jardin botanique de Copenhague, également sans indication de provenance. Récemment, nous avons compté le même nombre chromosomique sur du matériel récolté en nature dans les environs de Coïmbra (fig. 15, p. 120) et de Praia de Torreira.

La méiose se déroule normalement. Nous avons toujours observé des divisions très régulières. Aux prométaphases et métaphases II, ainsi qu'aux anaphases I et II de la microsporogénèse, nous avons toujours compté 20 chromosomes. La mitose présente 40 chromosomes de taille presque semblable. Ils paraissent tous avoir une constriction médiane à submédiane, mais celle-ci est peu prononcée.

Distribution géographique et écologie

Centaurium chloodes est un taxon euatlantique, dont l'aire s'étend du nord-ouest du Portugal, où elle chevauche celle de *Centaurium scilloides*, par le nord-ouest de l'Espagne jusqu'au Golfe de Gascogne¹ (carte 8). Dans la bibliographie, nous n'avons trouvé que peu de renseignements sur son écologie. Les stations où les botanistes l'ont rencontrée, semblent toujours être en terrain sablonneux, sur les plages de l'Océan.

GRENIER et GODRON (*op. cit.*) mentionnent « Golfe de Gascogne, commun à Biarritz, près de Bayonne et le long de la plage ». WILLKOMM et LANGE (1870) le signalent « Ad littora arenosa Oceani pr. pagum Cobas Galliciae ». MARIZ (1899) « No littoral arenoso de Oceano, pastagens humidas da beira mar ».

¹ Dans une note antérieure (ZELTNER 1967), induit en erreur sur la provenance de graines que nous avons cru récoltées dans la nature, nous avons admis que le *Centaurium chloodes* croissait aussi en Scandinavie (Danemark). L'affirmation selon laquelle le *Centaurium chloodes* posséderait une aire plus nordique que celle du *Centaurium scilloides* est donc inexacte. A noter toutefois que certains échantillons de *Centaurium vulgare* de Scandinavie (Herb. Wittrock) offrent quelque ressemblance avec *Centaurium chloodes*.

Nous n'avons malheureusement récolté cette espèce qu'en une seule localité, à Praia de Torreira, au Portugal. Elle se développait dans des dépressions humides entre les dunes, dans un ensemble floristique faisant penser au *Plantaginion crassifoliae*. Elle avait pour compagnes d'autres Erythraeinées : *Centaurium tenuiflorum* tétraploïde et *Blackstonia acuminata* tétraploïde. Notons qu'il s'agit là sans doute d'une vicariance d'association ; le groupement portugais dans lequel ces trois Erythraeinées étaient tétraploïdes est remplacé, dans le Midi de la France, par une association analogue dans laquelle nous avons rencontré deux Erythraeinées diploïdes : *Centaurium tenuiflorum* et *Blackstonia imperfoliata*, auxquelles probablement s'ajoutait autrefois le *Centaurium favargerii* diploïde, lequel a malheureusement disparu. Celui-ci est remplacé, au Portugal, par *Centaurium chloodes*¹ tétraploïde.

L'écologie du *Centaurium chloodes* est donc différente de celle de *Centaurium scilloides* et, au nord-ouest du Portugal où nous les avons étudiées toutes deux, nous ne les avons jamais trouvées ensemble dans une même station. En revanche, les exigences écologiques du *Centaurium chloodes*, plante des sables littoraux humides, se rapprochent de celles du *Centaurium vulgare* ssp. *vulgare*. Etant donné l'identité du nombre chromosomique, on pourrait envisager *Centaurium chloodes* comme un vicariant plus méridional du *Centaurium vulgare*.

Pour la discussion, voir sous *Centaurium vulgare*.

Synonymie

Centaurium chloodes (Brotero) Samp.

1913 Lista esp. herb. port., 106.

Basionyme :

Gentiana chloodes Brotero

1804 Fl. Lusit. I, 276.

Erythraea conferta

1805 Pers. Syn. I, 283.

Erythraea caespitosa

1809 Link in Hoffm. et Link Fl. Port. I, 352, t. 66.

Erythraea linarifolia β *humilis*

1845 Griseb. in DC. Prodr. IX, 59.

Erythraea chloodes

1850 Gren. et Godr. Fl. Fr. II, 484.

Centaurium confertum

1917 Druce in Rep. Bot. Exch. Club 1916, 613.

¹ Le *Centaurium favargerii* existerait (il existait en tout cas en 1895) tout de même au Portugal, mais il est possible qu'il soit remplacé aujourd'hui par le *Centaurium chloodes* tétraploïde.

Centaurium vulgare Rafn

Introduction

Nous ne reviendrons pas sur le problème de nomenclature si complexe posé par cette espèce (photo 33, pl. XII). Il suffira de consulter le travail de STERNER (1939) intitulé : « *Centaurium vulgare* Rafn, *Centaurium Erythraea* Rafn or *Erythraea littoralis* (Turner) Fries? An intricate case of nomenclature ». Nous ne citerons que les conclusions de son résumé : « Under his *Centaurium vulgare* Rafn has cited tab. 617 in « Flora Danica » and this plate beyond doubt represents the species, which El. Fries named *Erythraea littoralis*. Because of this fact the name *Centaurium vulgare* Rafn is to its meaning clear, and as it is the oldest name, the species must bear this name. »

Cette espèce nordique et d'Europe centrale a été l'objet de très nombreux travaux. Elle a été démembrée en plusieurs sous-espèces ou variétés sur le statut desquelles nous ne pouvons nous prononcer. Signalons cependant, qu'il existe une sous-espèce en Europe centrale : *Centaurium vulgare* ssp. *uliginosum* (W. K.) Soo (1941) qui se distingue par la présence de poils et de papilles sur la tige, la marge des feuilles et le calice. Notons que nous avons trouvé ces mêmes caractères sur certains individus des côtes atlantiques.

Recherches cytologiques

Le nombre chromosomique de cette espèce a été publié pour la première fois par WULFF en 1937. L'auteur donne un résultat de $n = \pm 19$. WARBURG, dans MAUDE (1940), trouve environ $n = 28$ chromosomes. En 1964, BRINK (in FREIJSEN 1967), étudiant du matériel de Hollande, arrive à la conclusion que *Centaurium vulgare* est une espèce tétraploïde à $2n = 40$. Elle met en évidence un taxon hypotétraploïde à $2n = 38$ et un autre hypertétraploïde à $2n = 42$. Elle ne semble pas pouvoir rapporter ces nombres aux différentes sous-espèces, variétés ou formes décrites en Hollande.

Nous avons toujours trouvé $n = 20$ ou $2n = 40$ dans nos comptages qui ont porté sur 15 populations dont 11 représentent la ssp. *uliginosum*. Nous n'avons pas observé d'irrégularités à la méiose, ni de chromosomes surnuméraires (fig. 16 et 17, p. 120). Il n'y a pas de multivalents. Les chromosomes à la mitose présentent une constriction médiane à sub-médiane comme chez les autres espèces du genre *Centaurium*. Ils sont souvent agglomérés, ce qui rend difficile la lecture et l'interprétation des « squashes ». L'étude de la ssp. *uliginosum* nous a donné le même résultat.

Distribution géographique

L'aire de répartition de *Centaurium vulgare* peut être divisée en deux territoires ; l'un atlantique : de la Scandinavie au nord-ouest de la France, et l'autre continental : Autriche, Pologne, Tchécoslovaquie,

Hongrie, Russie et Roumanie (carte 8). D'après ce que nous avons retrouvé dans la bibliographie, cette division correspond grossièrement à la répartition de la sous-espèce *vulgare* et de la sous-espèce *uliginosum* (W. K.) Soo. Seule la sous-espèce *uliginosum* est représentée en Europe centrale, selon STERNER (1940-1941), JANCHEN (1958) et ROTHMALER (1963). Cependant HEGI (1927) signale également la sous-espèce *vulgare* en Europe centrale. WENDELBERGER (1950) la mentionne aussi en Bohême. Dans cette région les deux sous-espèces seraient donc représentées. En conclusion, il semble que les deux sous-espèces puissent coexister en Europe centrale. La sous-espèce *vulgare* est une plante halophile qui affectionne les sols salés en bordure de la mer. La sous-espèce *uliginosum* supporte l'absence de sel. Cependant, dans certaines conditions, la sous-espèce *vulgare* pourrait croître dans le même territoire que la sous-espèce *uliginosum*, mais elle paraît y être moins fréquente. D'autre part, nous avons observé la ssp. *uliginosum* également dans des localités atlantiques.

Ecologie

Une étude très approfondie de l'écologie de *Centaurium vulgare* Rafn a été publiée par FREIJSEN en 1967.

BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1936) signalent cette espèce pour la première fois dans l'alliance *Nanocyperion flavescentis*. En 1940, DIEMONT, SISSINGH et WESTHOFF publient une nouvelle association, le *Centaurieto-Saginetum moniliformis*, caractérisée par *Centaurium vulgare* et *Sagina nodosa*. Cette association fait partie du *Nanocyperion flavescentis*. Ces auteurs mentionnent également *Blackstonia perfoliata* et *Centaurium pulchellum* comme espèces caractéristiques. Comme le fait remarquer ROBYNS (1954) « *Centaurium vulgare* est une espèce caractéristique du *Centaurieto-Saginetum*, mais elle peut aussi se rencontrer dans d'autres associations naturelles comme le *Tortuleto-Phleetum* et le *Cariceto-Drepanocladetum* ». CHRISTIANSEN (1953) le signale comme caractéristique de l'*Armerion* dans le Schleswig-Holstein. PASSARGE (1964), dans les plaines d'Allemagne du nord, retrouve *Centaurium vulgare* dans les associations suivantes : *Blysmetum rufi* et *Caricetum extensae*, appartenant toutes deux à l'*Armerion*. Il fait partie du *Sagino cochlearietum* sur l'île de Neuwerk, d'après TÜXEN (1957) ; on le rencontre dans la même association au sud de la Suède (GILLNER 1960).

Personnellement nous l'avons observé à De Panne, dans les associations décrites par DUVIGNEAUD (1947) et ROBYNS (1954). A Ainsdale il se trouvait dans un ensemble floristique se rapprochant du *Centaurieto-Saginetum*. A Podersdorf (Autriche) il s'agissait probablement d'un *Nanocyperion flavescentis*.

Discussion

Cette espèce nordique et d'Europe centrale est donc tétraploïde d'après nos observations. Nos résultats sont en contradiction avec ceux de WULFF et de WARBURG qui trouvèrent respectivement n = environ 19

et $n =$ environ 28. Constatons cependant que les comptages de ces auteurs étaient approximatifs. En effet, WULFF (1937) remarque qu'il n'a pu compter avec précision le nombre chromosomique des *Centaurium vulgare* et *pulchellum*, mais que ces espèces ont un nombre gamétique minimum de $n = 19$. Les résultats de BRINK (in FREIJSEN 1967) sur du matériel de Hollande sont partiellement différents. A côté d'un taxon tétraploïde à $2n = 40$, cet auteur a trouvé un taxon hypotétraploïde à $2n = 38$ et un taxon hypertétraploïde à $2n = 42$. Ces taxons correspondraient-ils à des hybrides ? Rappelons que nous avons trouvé des nombres gamétiques de 20 à 24 chromosomes chez *Centaurium intermedium* : hybride entre *Centaurium vulgare* et *Centaurium minus*. Cette hypothèse nous paraît plausible. En effet, on peut imaginer qu'il se passe chez l'hybride un phénomène d'asynchrèse conduisant à la formation d'univalents. Au point de vue taxonomique, une convergence morphologique due aux conditions écologiques entre autre, permettrait d'expliquer que l'auteur n'ait pu individualiser des populations hypotétraploïde et hypertétraploïde. D'autre part, HEGI (1927) remarque que *Centaurium intermedium* « erinnert durch die grossen Blüten, deren Kronlappen breit eiförmig sind, an *Centaurium vulgare* ».

Il pourrait d'autre part s'agir d'un autre phénomène, à savoir que les phases de translocations et de fusions qui ont conduit au caryotype de *Centaurium pulchellum* ($2n = 36$) à partir d'un taxon à $2n = 40$, soient en train de se produire chez *Centaurium vulgare*.

Centaurium vulgare (sensu stricto) est une espèce voisine de *Centaurium chloodes* qui est également tétraploïde à $n = 20$. FOURNIER (1961), par exemple, range ce dernier ainsi que la sous-espèce *compressum* qui correspondrait plus ou moins au type de l'espèce, comme sous-espèces dans une même espèce qu'il nomme *Centaurium vulgare* Rafn.

Trois hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer l'origine du taxon tétraploïde *Centaurium vulgare* Rafn :

- 1° *Centaurium vulgare* aurait pris naissance par autopolyploïdie à partir d'un taxon diploïde, ancêtre commun des taxons diploïdes actuels représentés par *Centaurium barrelieri*, *C. gypsicola* et *C. favargerii*. Cet argument est basé sur le fait qu'il y a une certaine ressemblance morphologique entre *Centaurium vulgare* Rafn sensu stricto et les trois taxons méditerranéens ou méditerranéo-atlantiques, *Centaurium barrelieri*, *C. gypsicola* et *C. favargerii*, mais surtout avec ce dernier ; d'autre part, le rapport du diamètre moyen des grains de pollen des trois taxons diploïdes au taxon tétraploïde est de 1,2. Ce rapport linéaire correspond à un rapport volumétrique d'environ 2.
- 2° Une origine par autopolyploïdie à partir du taxon diploïde *favargerii* pourrait également être envisagée. En effet, morphologiquement ces deux espèces sont très voisines, spécialement la sous-espèce *uliginosum* (W. K.) Soo, qui possède également une pubescence très fine. Des trois espèces diploïdes, c'est *Centaurium favargerii* qui avait

l'aire de distribution la plus vaste. Il est possible que le taxon tétraploïde ait pris naissance en un point de ce territoire. Notons qu'actuellement ces deux taxons sont allopatriques. Il n'est pas exclu que *Centaurium favargeri* ait donné naissance à la sous-espèce *uliginosum* qui lui ressemble le plus. La diversification entre les deux taxons serait relativement ancienne, probablement antérieure à la dernière glaciation, ce qui permettrait d'expliquer la discontinuité actuelle de leur aire de répartition.

- 3° Une origine par allopolyploïdie à partir des trois taxons diploïdes *Centaurium barrelieri*, *C. gypsicola* et *C. favargeri* paraît moins probable. Si l'on admettait cette hypothèse, le taxon tétraploïde aurait pris naissance en Espagne, puisque *Centaurium barrelieri* et *C. gypsicola* sont endémiques de la Péninsule ibérique.

Quelle est l'origine de *Centaurium chloodes* ? Les trois hypothèses que nous venons d'avancer pour expliquer l'origine de *Centaurium vulgare* sont également valables pour expliquer l'origine de *Centaurium chloodes*. Nous envisagerions plus particulièrement une origine par autopolyploïdie, à partir de *Centaurium favargeri* qui semble exister également au Portugal (voir note p. 76). Ce taxon aurait donné naissance aux deux extrémités de son aire à des taxons tétraploïdes voisins : d'une part *Centaurium chloodes* qui serait resté confiné à l'Atlantique, d'autre part *Centaurium vulgare* ssp. *uliginosum* qui se serait répandu beaucoup plus largement.

Une autre hypothèse nous paraît devoir retenir notre attention. *Centaurium favargeri* aurait donné naissance à *Centaurium vulgare* ssp. *uliginosum* qui se serait diversifié et aurait donné, par différenciation progressive, le taxon représenté par *Centaurium chloodes*.

Enfin, une dernière hypothèse peut être envisagée, à savoir que *Centaurium chloodes* est né par allopolyploïdie à partir de *Centaurium favargeri* et de *Centaurium scilloides*.

Seuls, des croisements entre ces différents taxons diploïdes pourraient apporter une solution à ce problème. Pour l'instant nous n'avons pas pu obtenir de résultats. Nous espérons y parvenir durant ces prochaines années.

Quoi qu'il en soit nos recherches montrent que dans la sous-section *vulgaria*, les taxons diploïdes (qui sont les plus anciens) ont une aire *plus méridionale* et dans l'ensemble plus petite que celle des taxons tétraploïdes. Cette constatation rejoint celles que nous avons été amené à faire à propos des *Blackstonia perfoliata* et *acuminata* (voir p. 52).

Les *Centaurium barrelieri*, *gypsicola* et *favargeri* sont des espèces plus ou moins relictuelles et certainement préglaciaires. Les *Centaurium vulgare* et *chloodes* sont probablement nés pendant les glaciations et se sont répandus, le premier vers l'Europe centrale et le nord de l'Europe après le retrait des glaciers, l'autre le long des côtes atlantiques probablement à la même époque.

Synonymie

Centaurium vulgare Rafn
1800 Danm. Fl. II, 73.

Erythraea linarifolia
1805 Auct. non (Lam.) Pers. Syn. I, 283.

Chironia uliginosa
1812 Wald. Pl. Rar. Hung. III, 305, pl. 275.

Erythraea compressa
1813 Hayne et Kunth Fl. Berol. 65.

Erythraea littoralis (Turn.)
1814 Fries, Novit Fl. Suec., 29.

Erythraea Centaurium Pers. var. *dunensis*
1825 Van Hall Fl. Belg. sept. I, 212, 213.

Erythraea linarifolia
1825 Van Hall Fl. Belg. sept. I, 718, 719.

Erythraea vulgaris (Rafn.) Wittr. var. *genuina*
1884 Wittr. Bot. Central. bl. XIX, 59.

Erythraea tenuiflora Griseb. subsp. *littoralis* (Fries)
1923-1924 Bonnier Fl. compl. Fr., VII, 108, pl. 405, fig. 1904 b

Erythraea compressa Hayne var. *Friesii*
1925 Weldon et Salmon in Journ. Bot. LXIII, 349.

Erythraea Turneri
1925 Weldon et Salmon in Journ. Bot. LXIII, 347.

Centaurium littorale (Turn.)
1937 Gilmour Kew Bull., 498.

Centaurium vulgare Rafn f. *pumilum*
1950 Jonk. Ned. Kruidk. Arch. LVII, 191.

2. Sous-section *Parviflora* (Ronn.) Meld.

Centaurium tenuiflorum (Hoffmegg. et Link) Fritsch ap. Janchen
(= *Erythraea tenuiflora* Hoffmegg. et Link)

Introduction

Cette espèce très polymorphe a donné lieu à de nombreuses controverses. Pendant très longtemps, et encore à l'heure actuelle, certains floristes la subordonnent à titre de sous-espèce, variété ou forme à *Centaurium pulchellum* (voir synonymie). En 1894, TERRACIANO, reprenant le problème, crée une espèce *carueliana*¹ et lui subordonne à titre

¹ Par la suite, aucun auteur n'a retenu ce nom.

de sous-espèce *Erythraea tenuiflora*. Un autre fait, fort regrettable, est la confusion qui s'est établie entre *Centaurium tenuiflorum* et *Centaurium latifolium* (Smith) Druce. SENAY (1943) a rappelé brièvement l'histoire de cette dernière espèce.

Nous avons eu l'occasion de voir le type de l'*Erythraea latifolia* Smith, conservé à Liverpool. Cette espèce est très distincte de *Centaurium tenuiflorum* (Hoffmegg. et Link) Fritsch ap. Janchen. Elle ressemble beaucoup à *Centaurium capitatum* (Willd.) Borbas.

La séparation spécifique de *Centaurium tenuiflorum* (Hoffmegg. et Link) Fritsch ap. Janchen d'avec *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce semble clairement établie depuis le travail de SENAY (1943). Ce dernier, reprenant les différents caractères qui séparent ces taxons conclut : « La plante typique *C. tenuiflorum* se distingue au premier coup d'œil de *C. pulchellum* par le port, caractère considéré souvent comme important dans le genre. Ses rameaux sont dressés, en cyme fastigiée, serrée : la plupart des auteurs s'accordent sur ce point. »

DE LITARDIÈRE (1955) note : « C'est avec beaucoup d'hésitations que nous avons admis comme espèce le *C. tenuiflorum* qui est évidemment très voisin du *C. pulchellum*, en différant surtout par son port plus raide, ses entre-nœuds plus longs, ses rameaux dressés-fastigiés, son tube corollin plus étroit. La valeur systématique de cette plante a été jugée de façons très diverses par les auteurs et demeure encore incertaine. En lui accordant un rang spécifique, nous avons suivi d'excellents connaisseurs du genre, tels que Wittrock, Corbière, Druce, K. Ronniger. »

Personnellement, nous avons eu plus d'une fois des difficultés à séparer spécifiquement *Centaurium tenuiflorum* et *Centaurium pulchellum*, surtout au Maroc et dans le sud de l'Espagne ; sur ce territoire, il y a une convergence morphologique de ces deux espèces. Toutefois, l'examen sur le terrain de nombreuses populations nous a convaincu que *Centaurium tenuiflorum* représentait une espèce autonome, comprenant elle-même des sous-espèces et des variétés, et qu'il est possible de le distinguer morphologiquement de *Centaurium pulchellum* par les caractères suivants : la tige ramifiée dans sa moitié supérieure, l'inflorescence plus compacte, les fleurs plus ou moins pédicellées, le tube de la corolle nettement rétréci sous le limbe (sauf dans la race tétraploïde, voir p. 86).

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 44 populations diploïdes et 36 populations tétraploïdes.

Le *Centaurium tenuiflorum* n'avait pas fait l'objet encore d'études cytologiques lorsqu'en 1961 nous avons mis en évidence, sur du matériel du jardin botanique de l'Ariana (Tunisie), le nombre chromosomique $n = 10$, et sur du matériel du Portugal $n = 20$. Nous n'avions pu observer alors de différences morphologiques entre les plantes témoins des deux races cultivées à Neuchâtel, car nos graines n'avaient donné naissance

qu'à des plantes chétives, uniflores à pauciflores, qui se prêtaient mal à une comparaison.

Depuis lors, de nombreux autres comptages ont permis de confirmer le nombre chromosomique diploïde. Aux différents stades de la microsporigénèse, nous avons toujours compté avec précision $n = 10$ (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 86, 1963, pl. II). En outre, les mitoses somatiques montraient 20 chromosomes. Ceux-ci ont une taille sensiblement égale ; ils sont petits avec une constriction médiane à submédiane peu prononcée (fig. 18 et 19, p. 120).

En 1964, lors d'un voyage en Grèce, nous avons retrouvé des populations tétraploïdes. D'autres comptages obtenus depuis lors sont venus compléter nos résultats antérieurs. Aux différents stades de la microsporigénèse nous avons compté $n = 20$ (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. III). La mitose révèle un caryogramme à 40 chromosomes (fig. 20, p. 120), dont deux chromosomes plus longs, à constriction médiane à submédiane. Les populations tétraploïdes du Maroc présentent généralement, aux métaphases et anaphases I, un chromosome légèrement plus grand.

Morphologie comparée des deux races

Les différences sont consignées dans le tableau III.

TABLEAU III
Principaux caractères distinctifs du *Centaurium pulchellum*
et des « races » du *Centaurium tenuiflorum*

	<i>Centaurium tenuiflorum</i>			<i>Centaurium pulchellum</i> hypotétraploïde $n = 13$
	diploïde $n = 10$ ssp. <i>acutiflorum</i>		tétraploïde $n = 20$ ssp. <i>tenuiflorum</i>	
	« petites fleurs » var. <i>acutiflorum</i>		« grandes fleurs » var. <i>hermanni</i>	
	60 - 180	20 - 70	2 - 90	
Inflorescence				
Calice (longueur)	4,5 - 7,05 ($\pm 1,13$) — 10 mm.	6,5 - 9,10 ($\pm 1,11$) — 11 mm.	4,0 - 5,30 ($\pm 0,56$) — 8,5 mm.	1 - 70 4,0 - 6,9 ($\pm 1,2$) — 9,0 mm.
Tube de la corolle (longueur) (forme)	8 - 10,03 ($\pm 0,79$) — 12 mm. nettement rétréci sous le limbe	9 - 11,10 ($\pm 0,92$) — 14 mm. nettement rétréci sous le limbe	6,5 - 9,15 ($\pm 1,09$) — 12,0 mm. non rétréci sous le limbe	6,5 - 9,43 ($\pm 1,1$) — 12,0 mm. non rétréci sous le limbe
Pétales (longueur) (forme)	2,5 - 3,23 ($\pm 0,61$) — 5,0 mm. ovales, oblongs, étroits, terminés par une échancrure dentée	4,0 - 4,73 ($\pm 0,42$) — 5,5 mm. ovales, oblongs, terminés le plus sou- vent par une échan- cure dentée	4,05 - 7,08 ($\pm 0,76$) — 9,0 mm. ovales, oblongs ordinairement entiers	2,5 - 3,61 ($\pm 0,46$) — 4,5 mm. ovales, oblongs ordinairement entiers
(couleur)	rose pâle à rose saumon	rose pâle à rose lilas	rose lilas intense	rose lilas
Anthères (longueur)	0,3 - 0,65 ($\pm 0,14$) — 1,0 mm.	0,7 - 0,88 ($\pm 0,09$) — 1,1 mm.	0,5 - 0,79 ($\pm 0,06$) — 1,1 mm.	0,5 - 0,72 ($\pm 0,05$) — 1,0 mm.

<i>Centaurium tenuiflorum</i>		<i>Centaurium pulchellum</i>	
diploïde $n = 10$ ssp. <i>acutiflorum</i>		tétraploïde $n = 20$ ssp. <i>tenuiflorum</i>	hypotétraploïde $n = 18$
« petites fleurs » var. <i>acutiflorum</i>		« grandes fleurs » var. <i>hermanni</i>	
Diamètre des grains de pollen	20,2 $\mu \pm 1,3 \mu$	20,2 $\mu \pm 1,3 \mu$	26,4 $\mu \pm 3,9 \mu$
Tige	dressée, simple à la base, rameuse dans la 1/2 supérieure, rarement dès la base	dressée, simple à la base, rameuse dans la 1/2 supérieure, rarement dès la base	dressée, presque toujours rameuse dès la base
Feuilles radicales	non disposées en rosette	non disposées en rosette	forment ordinairement par contraction des entre-nœuds, une rosette ou pseudo-rosette
Feuilles caulinaires (taille)	généralement de taille égale	plus grandes, généralement, au milieu de la tige	très décroissantes vers le sommet
(forme)	ovales, étroites	ovales, oblongues	assez larges, parfois suborbiculaires, légèrement atténuées à la base
(nombre de paires)	5 - 15	5 - 15	2 - 20

<i>Centaurium tenuiflorum</i>				<i>Centaurium pulchellum</i>
	diploïde $n = 10$ <i>ssp. acutiflorum</i>		tétraploïde $n = 20$ <i>ssp. tenuiflorum</i>	hypotétraploïde $n = 18$
	« petites fleurs » <i>var. acutiflorum</i>	« grandes fleurs » <i>var. hermanni</i>		
Entre-nœuds	aussi longs que les feuilles caulinaires ou plus courts. Variables	aussi longs que les feuilles caulinaires généralement plus courts. Variables	deux fois plus longs que les feuilles caulinaires. Variables	très variables, parfois plus courts, quelquefois deux fois plus longs. Variables
Type biologique	annuelle	annuelle	± annuelle d'hiver	annuelle d'hiver
Répartition géographique	région méditerranéenne entre le 30 ^e et 40 ^e degré latitude Nord	Espagne centrale et du Nord-Est, Midi de la France, Corse	région méditerranéo- atlantique entre le 30 ^e et 40 ^e degré de latitude Nord	région méditerranéo- atlantique et Europe centrale
Ecologie (climat)	méditerranéen pur	méditerranéen de tran- sition et atlantique	méditerranéen pur et atlantique	méditerranéen pur, méditerranéen de tran- sition, atlantique et continental
(association végétale)	Heleochoïon	Plantaginion et Tri- folion	Isoetion Plantaginion	Isoetion et Nanocy- perion
(sol)	sol compact	sol humide et sablon- neux	sol compact, tempori- rement inondé, rare- ment sablonneux	sol spongieux ou sol compact temporaire- ment inondé

Type biologique

Les populations diploïdes et tétraploïdes rattachées à *Centaureum tenuiflorum* sont des plantes annuelles ou annuelles d'hiver. Leur cycle biologique s'accomplit en quelques mois. La germination peut avoir lieu avec ou sans période de repos. Généralement c'est la sécheresse qui empêche une seconde période de germination, mais lorsque les conditions sont favorables, il n'est pas rare de voir une seconde génération la même année. C'est ainsi qu'en une même station on peut observer des individus défloris, séchés, de jeunes plantules, et, des plantes fleuries.

Les deux races ne se distinguent pas quant au type biologique.

Distribution géographique

Contrairement à ce que nous avons observé chez les espèces du genre *Blackstonia* et dans la sous-section *Vulgaria* du genre *Centaureum*, l'aire de répartition géographique de la race diploïde est plus vaste que celle de la race tétraploïde.

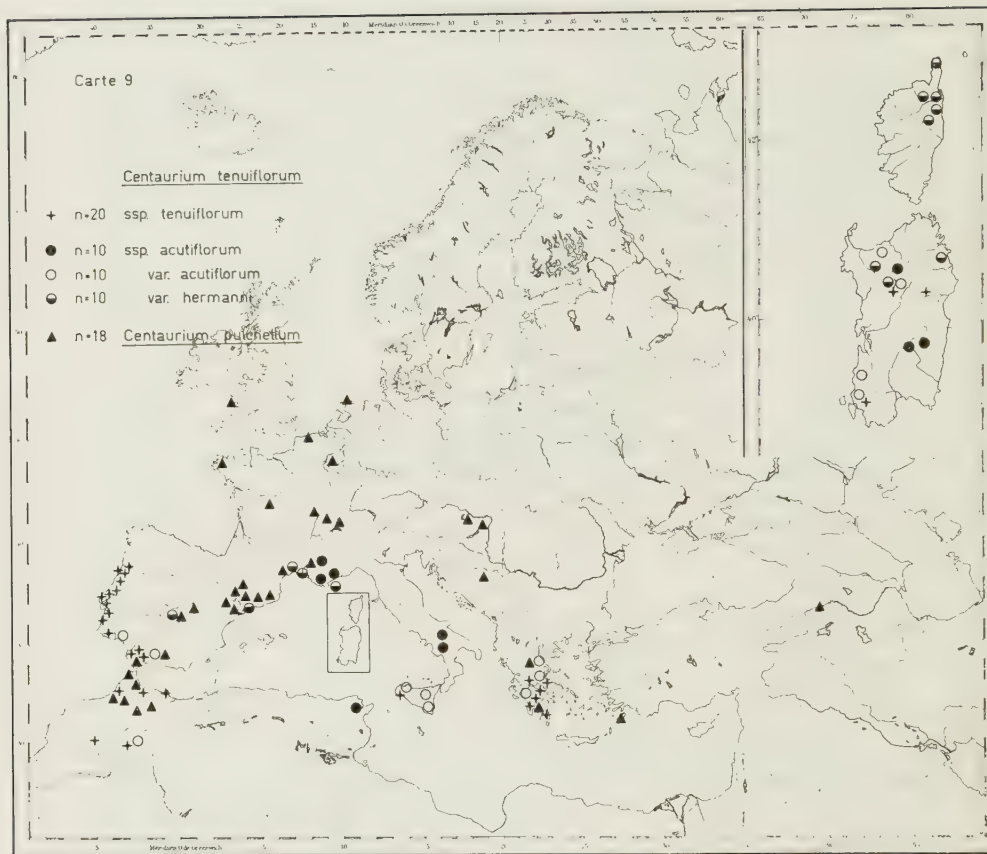
Le taxon tétraploïde occupe un territoire compris entre le 30^e et le 42^e degré de latitude nord et divisé en trois secteurs :

- a) Portugal et Maroc.
- b) Sardaigne et sud de la Sicile.
- c) Péloponnèse et sud de la Grèce continentale.

Le long des côtes atlantiques du Portugal, il s'étend un peu plus au nord. Nous ne savons malheureusement pas quel est le taxon représenté le long des côtes atlantiques françaises et à l'île de Wight, n'ayant pu étudier la cytologie des plantes de ces régions. D'après nos observations en herbier, nous pensons qu'il s'agit du taxon diploïde. Nous espérons pouvoir le vérifier par la suite.

La distribution géographique du taxon diploïde réserve quelques surprises. C'est lui qui paraît occuper le plus vaste territoire. L'aire de la race tétraploïde est peut-être plus grande qu'il ne paraît, car il se peut que des plantes tétraploïdes aient échappé à nos investigations, bien que nos prospections aient été systématiques. Au moment où nous avons fixé nos plantes, nous ne savions pas toujours à quel taxon elles appartenaient. Nos observations en nature nous conduisent à admettre l'existence de deux types de populations diploïdes distinctes. Les unes, à inflorescence multiflore à très petites fleurs, rose pâle, à pétales ovales-oblongs, rétrécis à la base, terminés par une petite échancrure au sommet, occupent l'aire de distribution du taxon tétraploïde. Les autres, à inflorescence relativement pauciflore à fleurs d'un rose plus prononcé, à pétales plus grands, pourvus également d'une petite échancrure au sommet, occupent un territoire situé au nord de ce dernier (carte 9).

Il semble y avoir vicariance géographique entre les deux types de populations diploïdes, au moins sur l'aire où nous avons pu les étudier. Le taxon que nous appellerons provisoirement « à très petites fleurs »



habite le Portugal, le Maroc, l'Espagne du sud, la Sardaigne, la Sicile, la Grèce et le Péloponnèse. Le diploïde « à fleurs plus grandes » occupe l'Espagne centrale et du nord-est, le Midi de la France, la Corse et une partie de la Sardaigne. Notons que dans cette dernière île les deux populations sont présentes. Ces mêmes populations (à grandes fleurs) semblent exister aux îles Baléares, mais nous ne pourrions l'affirmer qu'après avoir étudié du matériel vivant de ces îles.

Ecologie

Le taxon diploïde se rencontre dans des stations de type fort différent, correspondant, semble-t-il, aux deux types de populations.

Les populations à très petites fleurs croissent sur des terrains argilo-marneux compacts, dans des régions très arides. Le cortège floristique qui les accompagne fait penser à l'*Heleochoilon*.

Les populations à fleurs plus grandes sont caractéristiques de l'alliance *Plantaginion crassifoliae* de BRAUN-BLANQUET. En effet, dans le

Midi de la France, dans le nord-est de l'Espagne, à l'embouchure du Llobregat par exemple, au centre de l'Espagne, nous les avons observées dans l'association *Schoeneto plantaginetum crassifoliae*. D'après BRAUN-BLANQUET (1952) la station de l'alliance est caractérisée ainsi : « Pelouses assez denses sur sol sablonneux et friable en arrière des dunes littorales, se desséchant en été, riche en carbonates (nombreux restes de mollusques), contenant des traces de chlorure de sodium. » Elles croissent également dans l'*Holoschoenetum romani* et l'*Agropyreto trifolietum maritimi*.

Le taxon tétraploïde se rencontre souvent dans les mêmes stations que les populations diploïdes à petites fleurs. Nous l'avons également observé dans des dépressions en arrière des dunes, sur sol humide et sablonneux dans une association vicariante probablement du *Schoeneto plantaginetum crassifoliae* (près de la mar Chika, au Maroc). Au Portugal, à la Praia de Torreira, il s'agissait sans doute d'une association vicariante de l'*Holoschoenetum romani*.

Discussion

De ce qui précède, nous pouvons conclure qu'il y a deux taxons principaux chez *Centaureum tenuiflorum* :

- a) L'un diploïde à $n = 10$, répondant aux caractères suivants : plantes annuelles, à tiges dressées, à feuilles radicales *non disposées en rosette*, à feuilles caulinaires aussi longues ou plus longues que les entre-nœuds, à inflorescence multiflore, à fleurs petites ou grandes, rose pâle, à tube de la corolle nettement rétréci sous le limbe, à pétales ovales oblongs rétrécis à la base, terminés par une échancrure dentée. Les grains de pollen ont un diamètre moyen de $20,2 \mu \pm 1,3 \mu$;
- b) L'autre tétraploïde à $n = 20$, représenté par des plantes annuelles ou annuelles d'hiver, à feuilles radicales *formant ordinairement une rosette*, à feuilles caulinaires, généralement de moitié moins longues que les entre-nœuds, à inflorescence plus lâche, comptant moins de fleurs, à corolle grande, rose intense, à tube de la corolle non rétréci sous le limbe, à pétales ovales oblongs ordinairement entiers. Les grains de pollen ont un diamètre de $24,7 \mu \pm 1,7 \mu$.

Ce dernier occupe l'aire de répartition du taxon diploïde représenté par les plantes à petites fleurs, sauf au Portugal où il semble s'étendre plus au nord.

D'autre part, le taxon diploïde est représenté par deux types de populations différant surtout par leur écologie et leur distribution géographique.

- 1^o les unes, à très petites fleurs (14 populations), occupent le centre du Bassin méditerranéen, croissant dans des régions arides, sur sol argilo-marneux, très compact, se desséchant rapidement en été ;
- 2^o les autres, à fleurs assez grandes (21 populations), occupant le nord de l'aire de répartition des premières, à savoir : le nord-est de

l'Espagne et le centre de l'Espagne, le Midi de la France, la Corse, peut-être la côte atlantique française et l'île de Wight (ceci reste à prouver comme nous l'avons vu).

Quelles sont les relations phylétiques entre ces trois types de populations ?

Le taxon le plus ancien est probablement celui qui est représenté par des populations à très petites fleurs, dont l'aire de répartition occupe le centre et l'est du Bassin méditerranéen ; il aurait donné naissance par évolution graduelle au taxon un peu plus nordique, représenté par les populations à fleurs plus grandes.

Nous envisagerons trois hypothèses pour expliquer l'origine du taxon tétraploïde :

- 1° Il aurait pris naissance à partir du taxon diploïde, le plus ancien, par autopolyploïdie.
- 2° On pourrait également envisager une origine par allopolyploïdie à partir des populations diploïdes à petites et à grandes fleurs.
- 3° On pourrait enfin imaginer une origine par allopolyploïdie à partir du taxon diploïde à $n = 10$ avec un des taxons diploïdes de *Centaurium minus*. Cependant cette origine serait valable également pour *Centaurium minus* tétraploïde. Nous la laisserons donc de côté.

Seuls des croisements permettraient de répondre à ces questions. Malheureusement, comme pour les espèces du genre *Blackstonia*, ceux-ci ont échoué.

Nomenclature

Quel statut et quel nom convient-il de donner aux divers taxons que nos recherches permettent de distinguer ?

HOFFMANSEGG et LINK ont décrit, dans la Flore Portugaise de 1809, une espèce qui correspond, à n'en pas douter, au taxon tétraploïde sous le nom *Erythraea tenuiflora*. La description de cette espèce est complétée par une très belle planche qui l'illustre avec beaucoup de précision. Après l'avoir comparée avec nos exsiccata du Portugal, nous pouvons dire qu'il s'agit bien du taxon tétraploïde à $n = 20$ ¹. Il est également de loin le plus fréquent au Portugal. Si le problème est clair pour les plantes portugaises, il est plus délicat pour les plantes répandues au Maroc. En effet, certaines populations de ce pays se rapprochent beaucoup par leur morphologie des populations portugaises ; d'autres, par contre, ressemblent davantage au *Centaurium laxiflorum* de LINDBERG (1932), dont nous avons vu le type à Kew. Il s'agit principalement des échantillons provenant des environs de la mar Chika, de Bab-Berred et de Midelt. Après en avoir donné une description précise, LINDBERG ajoute « *C. tenuifloro* proximum sed differt inflorescentia

¹ Notons qu'à la suite d'HOFFMANSEGG et LINK, les floristes ont englobé dans ce taxon toutes les formes diploïdes et tétraploïdes de *Centaurium tenuiflorum*.

laxa, floribus majoribus, obscure roseis. — M. Fez, in graminosis humidiusculis juxta stationem viae ferratae una cum *C. tenuifloro* crescens et facile in vivo distinguendum ».

LINDBERG avait trouvé les deux taxons dans la même localité. Il s'agit sans doute du taxon tétraploïde et du taxon diploïde. En effet, à Midelt, nous avons observé nous-même la présence côte à côte de deux taxons dont nous pensions que l'un pouvait être diploïde et l'autre tétraploïde. Ayant pris la précaution de fixer séparément les individus à fleurs petites, rose pâle, et d'autres à grandes fleurs rose foncé, nous avons eu la satisfaction de mettre en évidence une différence cytologique ; les individus robustes, à grandes fleurs, étaient tétraploïdes, les autres diploïdes à $n = 10$. Nous n'avons pas observé d'hybride, ni sur le terrain, ni au laboratoire. Nous avons eu l'occasion de vérifier cette observation en d'autres stations : au Nuraghe Calone et à Arbus, en Sardaigne ; à Andritsaina au Péloponnèse. Chaque fois le taxon tétraploïde était distinct du taxon diploïde, et nous n'avons pas trouvé d'hybride.

Reprenant l'étude de nos échantillons tétraploïdes du Maroc et de ceux du Portugal, nous avons constaté que les plantes du Maroc ne diffèrent de celles du Portugal que par des feuilles aussi longues ou plus longues que les entre-nœuds (les caractères différentiels apportés par LINDBERG se rapportent au taxon diploïde). Ce caractère n'est pas suffisant pour en faire deux variétés, aussi nous établissons la synonymie de *Centaurium laxiflorum* Lindberg avec *Erythraea tenuiflora* Hoffmannsegg et Link.

Quel statut doit-on dès lors attribuer au taxon diploïde ?

SCHOTT a signalé *Erythraea acutiflora* dans Isis en 1818 p. 121. ROUY, en 1887, en donne la diagnose.

Nous avons retrouvé dans l'herbier de Kew et dans celui de Lausanne les plantes récoltées par Reverchon en 1887, dont parle ROUY. Quelle ne fut pas notre surprise de constater que les exsiccata de Kew appartenaient au taxon tétraploïde, ou éventuellement au taxon hypotétraploïde¹, alors que ceux de Lausanne représentaient incontestablement le taxon diploïde à $n = 10$. La diagnose de ROUY, d'autre part, correspond aux exsiccata de Lausanne que nous considérons comme diploïdes et aux plantes diploïdes que nous avons récoltées dans le sud de l'Espagne.

Remarquons que l'on peut rencontrer dans une même station deux taxons du groupe *Centaurium tenuiflorum-pulchellum*, à savoir : tantôt *Centaurium tenuiflorum* diploïde et tétraploïde, tantôt *Centaurium tenuiflorum* diploïde et *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde (voir p. 98). Nous l'avons observé par exemple au sud de l'Espagne, à Ventas de Zafarraya, au pied de la Sierra Tejeda, où nous avons trouvé à la fois le taxon hypotétraploïde à $n = 18$, et le taxon diploïde à $n = 10$. Les deux taxons étaient mêlés sur un espace de 10 m², mais nous n'avons pas observé d'hybrides.

¹ Nous avons vu ci-dessus (p. 84) qu'il était parfois difficile, surtout dans cette région, de distinguer *Centaurium tenuiflorum* de *Centaurium pulchellum*.

Dès lors, si l'on adopte notre point de vue, c'est-à-dire si l'on convient qu'il existe deux sous-espèces chez *Centaurium tenuiflorum*, nous appellerons le taxon tétraploïde correspondant au type décrit le plus anciennement par HOFFMANSEGG et LINK, en 1809 :

Centaurium tenuiflorum ssp. *tenuiflorum* (photos in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. III, photo V ; 21 et 22, pl. VIII et IX) = *Erythraea tenuiflora* Hoffmannsegg et Link Flore portugaise I 1809, p. 354, t. 67.

Quant au taxon diploïde, nous proposons de le baptiser :

Centaurium tenuiflorum ssp. *acutiflorum* (Rouy ex Schott) Zeltner (photos in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 89, 1966, pl. III, photo IV ; 19 et 20, pl. VIII) basionyme *Erythraea acutiflora* Schott 1818, *Isis*, p. 121.

Il reste à préciser le statut des taxons diploïdes provisoirement nommés « à très petites fleurs » et à « plus grandes fleurs ».

Au point de vue morphologique d'une part, un seul caractère les distingue vraiment, à savoir la taille des fleurs :

Longueur des pétales :

(moyenne 3,23 mm $\pm$ 0,61 mm) chez les plantes à petites fleurs ;
(moyenne 4,73 mm $\pm$ 0,42 mm) chez les plantes à grandes fleurs.

D'autre part, ils semblent s'exclure de leur aire de répartition géographique. En outre, ils ont une écologie un peu différente ; la première se développe dans des régions très arides, sur sol compact argilo-marneux, l'autre colonise des pelouses maritimes sur sol le plus souvent sablonneux. Nous pensons que le statut de variété est celui qui convient le mieux à ces deux races :

- a) la variété la plus méridionale, aux fleurs très petites, probablement la plus ancienne de l'espèce, devra, à notre avis, porter le nom de *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *acutiflorum* (photo 19, pl. VIII) ;
- b) l'autre, plus nordique, portera celui de *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *hermanni* (Sennen) Zeltner basionyme *Centaurium Hermannii* Sennen (in schedis) = *Erythraea Hermannii* Senn. *Bol. Soc. Ibérica Ci. Nat.*, 29 : 40-41, 1930 (photo 20, pl. VIII).

Nous avons attribué ce nom aux populations qui occupent la partie nord-ouest de l'aire de répartition de la sous-espèce diploïde, après avoir comparé nos exsiccata au type de SENNEN. La plante de SENNEN provient des Baléares. Or, elle est identique à nos plantes récoltées à Prat de Llobregat et Casas de Gaona. Il n'y a rien d'étonnant à ce que la var. *hermanni* se rencontre, à la fois aux îles Baléares, et sur les alluvions récentes du rio Llobregat. En 1963, nous avons considéré cette plante comme une bonne espèce ; la connaissance plus approfondie que nous avons acquise de ce groupe nous permet, en tenant compte du très

grand polymorphisme qui le caractérise, de ne considérer cette espèce que comme une variété qui représente les plantes du nord-est et du centre de l'Espagne, du Midi de la France, de la Corse et d'une partie de la Sardaigne.

Synonymie générale

Centaurium tenuiflorum (Hoffmegg. et Link) Fritsch ap. Janchen
1907 Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien V, 97, 479.

Erythraea tenuiflora Hoffmegg. et Link
1809 Fl. Port. I, 354, t. 67.

Erythraea acutiflora
1818 Schott Isis, p. 121.

Erythraea latifolia Sm. var. β *tenuiflora*
1839 Griseb. Gen. et sp. Gentian., 141.

Erythraea latifolia
1845 Griseb. in DC Prodr. IX, 58, incl. var. β *tenuiflora*.

Erythraea pulchella var. *tenuiflora*
1876 Ces. Pass. et Gib. Comp. fl. it., 394.

Erythraea pulchella subsp. *tenuiflora*
1882 Arc. Comp. fl. it. ed. 1, 475.

Erythraea morieri
1885 Mém. Soc. sc. nat. Sci. Cherb. 25, 271.

Erythraea ramosissima forma *latifolia*
1890 Batt. Fl. Alg. (Dicotyl.), 588.

Erythraea ramosissima var. *tenuiflora*
1894 Arc. Comp. fl. it. ed. 2, 370.

Erythraea Carueliana subsp. *tenuiflora*
1894 A. Terr. in Bull. soc. bot. it. ann. 1894, 182.

Centaurium tenuiflorum
1908 Maire et Petitmeng. Et. pl. vasc. Grèce (1906), 152.

Cantaurium pulchellum var. *tenuiflorum*
1908 Druce List Brit. pl. 49.

Erythraea pulchella subsp. *tenuiflora*
1912 Rohlena in Sitz. böhm. Ges. Wiss. ann. 1912, 88.

Centaurium pulchellum subsp. *tenuiflorum*
1928 Maire ap. Emb. et Maire Spic. rif. in Mém. soc. sc. nat. Maroc
n. XVII, 41.

Erythraea Hermannii
1930 Sennen Boll. soc. Iberica de Cien. Nat. 29, 40-41.

Synonymie

Centaurium tenuiflorum ssp. *tenuiflorum*

Basionyme :

Erythraea tenuiflora Hoffmegg. et Link

1809 Fl. Port. I, 354, t. 67.

Synonymie

Centaurium tenuiflorum ssp. *acutiflorum* var. *acutiflorum* (Rouy ex Schott) Zeltner

Basionyme :

Erythraea acutiflora Schott

1818 Isis, p. 121.

1887 Rouy Bull. Soc. Bot. Fr. XXXIV, 444.

Synonymie

Centaurium tenuiflorum ssp. *acutiflorum* var. *hermanni* (Sennen) Zeltner

Basionyme :

Erythraea hermanni Sennen

1930 Boll. soc. Iberica de Cien. Nat. 29, 40-41.

***Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce**

Introduction

C'est SWARTZ, en 1783, qui a décrit pour la première fois cette espèce sous le nom de *Gentiana pulchella*. Cette plante fut transférée dans le genre *Erythraea* par FRIES en 1814, puis dans le genre *Centaurium* par DRUCE en 1897 (dans Fl. Berks., p. 342). L'espèce (photos 23-26, pl. IX-X), très polymorphe, a été subdivisée en un nombre impressionnant de taxons infraspécifiques. Cela n'a rien d'étonnant si l'on songe que nous nous sommes trouvé plus d'une fois en présence, sur le terrain, de populations représentées par des individus nains, chétifs, uniflores, à fleur tétramère, côtoyant des individus robustes, multiflores (photos 23-26). En France par exemple, FOURNIER le considère comme une sous-espèce : *Centaurium ramosissimum* au sein d'une espèce collective, *Centaurium pulchellum*, comprenant en outre *Centaurium tenuiflorum* et *Centaurium morieri*¹.

¹ A notre avis, cette plante ne doit pas être considérée comme une bonne espèce. Nous nous réservons cependant d'émettre un jugement définitif après avoir pu étudier des plantes vivantes.

En 1963, nos recherches cytologiques nous avaient permis de confirmer l'opinion des auteurs¹ qui, avec DE LITARDIÈRE, pensaient qu'on devait séparer spécifiquement *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce de *Centaurium tenuiflorum* (Hoffm. et Link) Fritsch ap. Janchen. En effet, ainsi qu'il apparaît ci-dessous, *Centaurium pulchellum* a $n = 18$, alors que *Centaurium tenuiflorum* possède $n = 10$ ou $n = 20$.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 40 populations.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé par WULFF, par TARNAVCHI, par WARBURG et par RORK. Ces auteurs ont obtenu des nombres approximatifs. En effet, WULFF (1937) remarque qu'il n'a pu compter avec précision le nombre chromosomique des *Centaurium vulgare* et *pulchellum*, mais que ces espèces ont un nombre gamétique minimum de $n =$ environ 19.

En 1962, 1963 et 1966, nous avons compté avec précision $n = 18$ (et $2n = 36$) sur du matériel provenant d'Europe centrale et du Bassin méditerranéen. Depuis lors, nous avons confirmé nos résultats antérieurs sur du matériel d'autres provenances (carte 9).

L'étude du caryogramme montre à la méiose un très grand bivalent qui se divise plus tardivement que les autres aux métaphases et anaphases I (photo 16, pl. VI et fig. 21 et 22, p. 121). Au début de l'anaphase il subsiste toujours, entre les deux grands chromosomes, un pont de matière chromatique qui disparaît ensuite. Les autres chromosomes paraissent subir une division normale. Sur de nombreuses mitoses somatiques nous avons compté $2n = 36$ chromosomes, dont deux éléments de taille beaucoup plus grande.

En 1961² et 1966, КНОШОО et al. ont mis en évidence les nombres chromosomiques $n = 27$ et 28 à côté du nombre $n = 18$. Ces auteurs ont pu séparer ces « races chromosomiques » par la couleur des fleurs. A la suite de ce travail, il faudrait admettre un gradient croissant de polyploïdie d'Occident en Orient. Nous ne pouvons pas nous prononcer sur la valeur cytotaxonomique de ces résultats, n'ayant jamais eu l'occasion d'étudier du matériel asiatique.

Distribution géographique

Centaurium pulchellum est une espèce à vaste distribution dont l'aire européenne comprend le Bassin méditerranéen, la région atlantique et l'Europe centrale. Il s'étend du sud de la Scandinavie au Maroc. Notre étude a porté sur des individus récoltés sur presque tout l'ensemble de ce territoire. En outre, *Centaurium pulchellum* s'étend vers l'Est, en Asie occidentale et centrale, à l'Himalaya et à la Chine. Il a été naturalisé en Amérique du Nord et en Australie.

¹ Nous ne reviendrons pas sur les nombreux travaux, très approfondis, qui traitent ce problème de taxonomie et de nomenclature.

² Nous n'avons jamais pu obtenir le travail de КНОШОО et al. de 1961.

Ecologie

Centaurium pulchellum est une espèce caractéristique de l'ordre des *Isoetalia*, avec *Juncus bufonius*, *Juncus tenageja*, *Myosurus minimus*, *Lythrum hyssopifolia*, *Mentha pulegium*, *Riccia bifurca* et *Riccia glauca*, d'après MOOR (1936). Cet ordre se subdivise en deux alliances : l'une nordique et d'Europe centrale : le *Nanocyperion*, l'autre méditerranéenne : l'*Isoetion*.

En dehors de ces alliances, qui recouvrent toute l'aire de cette espèce en Europe occidentale et centrale, le *Centaurium pulchellum* a été signalé par BRAUN-BLANQUET dans l'alliance *Deschampsion mediae* définie ainsi : « Alliance méditerranéenne formant des pelouses rases sur sol marneux ou tassé, imperméable, mouillé pendant une bonne partie de l'année, mais se desséchant en été », où il figure parmi les espèces caractéristiques de l'alliance *Heleochoilon*. De plus, il fait partie des espèces caractéristiques de l'ordre des *Holoschoenetalia*.

ROBYNS (1954) conclut, après avoir étudié la bibliographie concernant l'écologie de *Centaurium pulchellum* en Belgique, « que si *C. pulchellum* est caractéristique du *Nanocyperion flavescentis*, il fait aussi partie du *Caricion fuscae* sans que nous puissions y déterminer sa valeur phytocénologique. De plus, il se rencontre dans quelques variantes de l'*Armerion maritimae* occupant les schorres élevés au pied des dunes ».

En dehors des ordres, alliances ou associations signalés ci-dessus où nous l'avons fréquemment rencontré, nous l'avons également observé comme espèce compagne dans les associations suivantes : *Polycnemolinarietum*, *Antemisiecto-staticetum* et *Schoeneto-plantaginietum*.

Discussion

Comme le signale ROBYNS (1954), « la description originale et les deux figures qui l'accompagnent ne laissent aucun doute au sujet du type nomenclatural de cette espèce : « caulis simplicissimus, vix uncialis, uniflorus. Flos terminalis, solitarius (Swartz, loc. cit.). »

La description originale, les deux figures de cette espèce reproduites par ROBYNS (loc. cit.), ainsi que la provenance de l'échantillon type (SWARTZ a sans doute décrit une espèce récoltée en Suède) nous permettent d'affirmer que le type nomenclatural correspond vraisemblablement au taxon hypotétraploïde à $n = 18$. Ce taxon paraît bien individualisé, du moins au point de vue caryologique. En effet, toutes les populations que nous avons étudiées montrent le même caryogramme avec un très grand chromosome à la méiose, qui se divise plus tardivement, et deux très grands chromosomes à la mitose. Ce taxon se sépare donc très bien au point de vue cytologique des taxons diploïdes à $n = 10$ et tétraploïdes à $n = 20$ que nous rapportons à *Centaurium tenuiflorum*.

Le problème morphologique peut être envisagé de deux façons :

- 1° *Centaurium pulchellum* est une espèce très distincte lorsqu'elle croît en dehors de l'aire de répartition du taxon tétraploïde de *Centaurium*

tenuiflorum. Nous pensons qu'il ne faut pas tenir compte des très nombreuses sous-espèces, variétés ou formes qui ont été décrites. Cette espèce est très polymorphe et il ne s'agit sans doute que d'états individuels. Généralement, nous avons rencontré dans la même station tous les types d'individus : uniflores, à fleurs tétramères ou pentamères, multiflores à inflorescence lâche, à tige rameuse dès la base. En général les plantes ne sont pas très élevées, de 1 cm à 20-25 cm. Lorsque ces caractères sont représentés chez plusieurs individus d'une même population, ils permettent de distinguer *Centaurium pulchellum* de *Centaurium tenuiflorum* qui en diffère, selon DE LITARDIÈRE (1955) « par son port plus raide, ses entre-nœuds plus longs, ses rameaux fastigiés, son tube corollin plus étroit ». Notons que DE LITARDIÈRE précise encore : « C'est avec beaucoup d'hésitation que nous avons admis comme espèce le *C. tenuiflorum* qui est évidemment très voisin du *C. pulchellum*. » Nous pensons, puisqu'il s'agit de plantes de Corse, que DE LITARDIÈRE avait sous les yeux *Centaurium pulchellum* et *Centaurium tenuiflorum* diploïde. Or, la distinction de ces deux taxons, l'un hypotétraploïde et l'autre diploïde est relativement aisée. Nous avons remarqué que sur le territoire du taxon diploïde à « grandes fleurs », dont fait partie la Corse, nous avons pu observer plus d'une fois, dans la même station, *Centaurium pulchellum* et *Centaurium tenuiflorum*. Nous les avons récoltés tous les deux, par exemple, dans les stations suivantes : Cheval Blanc (F.), Aresquiers (F.), Casas de Gaona (E.). Morphologiquement ils se distinguaient très bien, et nos comptages postérieurs vinrent confirmer notre détermination sur le terrain. (Nous reconnaissons *Centaurium pulchellum* de *Centaurium tenuiflorum* diploïde à son port moins élevé, moins élancé, à sa ramification dès la base, à ses rameaux étalés-dressés, à son inflorescence lâche, étalée, à ses pétales d'un rose plus foncé, ordinairement entiers¹).

- 20 La séparation morphologique du *Centaurium tenuiflorum* tétraploïde et du *Centaurium pulchellum* est extrêmement délicate dans le sud de l'Espagne et au Maroc (photos 22 et 23, pl. IX). Sur ce territoire il y a une certaine convergence des caractères morphologiques. Cependant ces deux espèces ne semblent jamais croître dans la même station. En effet, dans la seule station — à Ventas de Zafarraya (sud de l'Espagne) — où nous avons observé, sur un espace de 10 m², *Centaurium pulchellum* et *Centaurium tenuiflorum*, ce dernier était diploïde. La distinction était donc facile. Partout ailleurs nous avons récolté, soit *Centaurium pulchellum*, soit *Centaurium tenuiflorum* tétraploïde. Ordinairement *Centaurium pulchellum* est une plante moins élevée, à pseudorosette à la base par raccourcissement des entre-nœuds, à nombreuses tiges se ramifiant dès la base, à inflorescence dense. Nous pensons qu'une étude beaucoup plus poussée de

¹ Lorsque nous avons trouvé ensemble les deux taxons : hypotétraploïdes et diploïdes, nous n'avons jamais observé d'individu intermédiaire et nous n'avons jamais noté d'anomalies chromosomiques sur de très nombreux squashes.

l'écologie permettrait d'expliquer l'exclusion des deux taxons tétraploïdes et hypotétraploïdes d'une même station. En Grèce, par exemple, où les deux taxons hypotétraploïde et tétraploïde existent, nous ne les avons jamais rencontrés dans la même station, et la distinction morphologique des deux espèces est facile.

Comment le caryotype à $n = 18$ a-t-il pris naissance? Si on ne connaissait pas le taxon à $n = 20$, on pourrait penser à un nombre de base $x = 9$. Mais du moment que nous avons mis en évidence $n = 20$ (et $2n = 40$), il paraît beaucoup plus probable que $2n = 36$ vienne de $2n = 40$. Le mécanisme de cette diminution du nombre chromosomique peut être celui imaginé par DARLINGTON (in STEBBINS 1950), impliquant des interchanges segmentaires et des pertes de segments hétérochromatiques. Ceci paraît d'autant plus probable que nous avons observé, principalement chez les populations du Maroc, un caryotype à $n = 20$, dont un chromosome était un peu plus grand. Ce serait une étape dans la transformation du caryotype primitif à 20 en un caryotype à 18.

En conclusion, nous pouvons dire que l'étude cytologique nous permet d'individualiser *Centaurium pulchellum* et de le séparer spécifiquement des *Centaurium tenuiflorum* diploïde à $n = 10$ et tétraploïde à $n = 20$. La morphologie des *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde et *Centaurium tenuiflorum* tétraploïde est souvent très proche et il est difficile de les séparer, surtout en Espagne du sud et au Maroc.

D'autre part, la culture dans des conditions identiques des trois taxons, diploïde à $n = 10$, hypotétraploïde à $n = 18$ et tétraploïde à $n = 20$ ne permet pas de les différencier par la morphologie. Ceci montre bien qu'il peut y avoir une convergence morphologique entre ces trois taxons lorsque les conditions écologiques sont les mêmes.

En terminant nous donnons un tableau comparatif des différents critères cytologique, morphologique, écologique et géographique permettant de distinguer les différentes populations qui constituent les taxons diploïde et tétraploïde de *Centaurium tenuiflorum* et le taxon hypotétraploïde *Centaurium pulchellum* (tableau III).

Conclusions

L'étude de la sous-section *Parviflora* de la section *Centaurium* nous a permis de mettre en évidence plusieurs faits très intéressants.

- 1° Dans ce groupe, comme dans le genre *Blackstonia* (*Blackstonia perfoliata* et *imperfoliata*), les taxons diploïdes *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *acutiflorum* et var. *hermanni* ont une distribution exclusivement méditerranéenne, alors que le taxon hypotétraploïde *Centaurium pulchellum* est répandu dans la plus grande partie de l'Europe, s'avancant au nord jusqu'au 62^e degré de latitude. Il paraît évident que la ssp. *acutiflorum* représente le taxon le plus ancien du groupe.

- 2° A la différence de ce que nous avons trouvé chez *Blackstonia* et dans la sous-section *Vulgaria*, il existe un taxon tétraploïde en Méditerranée (*Centaurium tenuiflorum* ssp. *tenuiflorum*). Dans la phylogénèse de ce groupe, il est tentant de penser que ce taxon occupe une position intermédiaire entre le diploïde et l'hypotétraploïde. Né probablement par autopolyploïdie à partir de la ssp. *acutiflorum* dans le Bassin méditerranéen, il s'y est répandu sans entrer apparemment en concurrence avec l'un ou l'autre des taxons diploïdes. Par un remaniement de la formule chromosomique, il a donné naissance, peut-être dans la partie sud-ouest de la région méditerranéenne (Afrique du Nord, p. 97), au *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde dont l'aire actuelle est très vaste et s'étend, comme on l'a vu, à une partie de l'Asie¹.
- 3° La transformation du caryotype à $2n = 40$ en un caryotype à $2n = 36$ comportant deux grands chromosomes est un phénomène trop particulier pour qu'il ait pu se produire à diverses reprises et en différents points de l'aire du *Centaurium tenuiflorum*. Ce fait plaide, à notre avis, en faveur d'une origine monotopique du *Centaurium pulchellum*.

Synonymie

Centaurium pulchellum (Sw.) Druce
1897 Fl. Berkshire, 342 (1897, sub : *Centaurium*)

Basionyme :

Gentiana pulchella Sw.
1783 Kungl. Svenk Vet. Akad. Handb. ann. 1783, 84 t. 3. f. 89 ; non Salisb.

Gentiana Centaurium var. β et γ
1753 Linné Spec. Pl., 230.

Gentiana Centaurium var. β *pumilum*
1770 Murr. Prodr. gotting., 48, nom. nud.

Gentiana ramosissima
1785 Vill. Fl. delph., 23 (« 1785 », rect. 1786).

Gentiana Centaureum var. β *ramosissimum* et γ *minimum*
1789 Roth. Tent. fl. germ. II, 1, 288-289.

Gentiana palustris
1791 Lamk. Tabl. encycl. I, 486 ; non All. (1785).

Chironia pulchella
1796 With. Bot. arr. ed. 3, II, 255.

¹ Il ne faut pas perdre de vue qu'une plante comme le *Centaurium pulchellum* peut être propagée par l'homme sur de grandes distances. Il n'est pas exclu que sa présence en Asie soit due à une introduction plus ou moins récente.

Chironia inaperta

1798 Willd. Sp. pl. I-2, 1069.

Centaureum inapertum

1800 Rafn Danm. Fl. II, 77.

Erythraea ramosissima

1805 Pers. Syn. I, 283.

Erythraea pyrenaica

1805 Pers. Syn. I, 283.

Chironia intermedia

1812 Mérat Nouv. fl. env. Paris éd. 1, 91.

Erythraea emarginata

1812 Waldst. Pl. rar. Hung. III, 305, t. 275.

Erythraea inaperta

1813 Kunth Fl. berol. 65.

Chironia Centaureum var. *pulchella*, *ramosissima* et *palustris*

1813 DC. Cat. pl. hort. monsp. 18.

Erythraea pulchella

1814 Fries Nov. fl. succ. part II., 30.

Erythraea Gerardi

1816 Baumg. Enum. stirp. Transsilv. I, 171.

Erythraea intermedia

1816 Pollini Viagg., 16.

Chironia Centaureum var. *pulchella* et var. *nana*

1828 Duby Bot. gall. I, 328.

Chironia minor

1829 Desf. Cat. pl. hort. Paris, ed. 3, 126.

Erythraea Centaureum var. *pulchella*

1831 Pauquy Fl. départ. Somme, 260.

Erythraea Centaureum var. *ramosissima*

1831 Pauquy Fl. départ. Somme, 260.

Erythraea Centaureum var. *palustris*

1831 Pauquy Fl. départ. Somme, 260.

Erythraea nana

1840 Heg. Fl. Schw., 202.

Erythraea Centaureum subsp. *pulchella*

1870 J. D. Hook. Stud. fl. Brit. Isles, 241.

Erythraea Carueliana A. Terr. subsp. *E. ramosissima*

1894 A. Terr. in Bull. soc. bot. it. ann. 1894, 179.

Erythraea pulchella var. *typica*

1902 Vaccari in Fiori et Paol. Fl. anal. It. II, 359.

Centaureum ramosissimum

1916 Druce in Rep. Bot. Exch. Club, report f. 1915, IV, 274.

Centaurium pulchellum subsp. *eu-pulchellum*

1934 Maire in Jah. et Maire Cat. pl. Maroc III, 576.

C. pulchellum subsp. *C. ramosissimum*

1938 Fourn. Quatre fl. Fr., 855.

C. pulchellum var. *ramosissimum*

1947 Samp. Fl. port. 2^e ed., 461.

3. Sous-section *Centaurium*

Centaurium majus (Hoffm. et Link) Zeltner

(=*Erythraea major* Hoffm. et Link)

Introduction

Comme le souligne BOISSIER (1839-1845) dans « Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne pendant l'année 1837 » : « Il est impossible, quand on a vu cette superbe espèce croissant mêlée à la suivante (= *Centaurium minus*), de conserver le moindre doute sur sa légitimité. Il n'y a pas de différence entre les tiges et les feuilles de ces deux plantes ; mais l'*Er. major* se reconnaît à son inflorescence dichotome très lâche (photo 27, pl. XI), à sa corolle d'un rose plus intense, trois fois plus grande, dont le tube dépasse d'un tiers seulement les lanières du calice, et dont le limbe égale au moins le tube en longueur. Le pistil et les étamines sont très exsertes, et les bractées et le calice parfaitement glabres et lisses. Dans l'*E. Centaurium* (= *Centaurium minus*), le tube de la corolle est au moins deux fois plus long que le calice et une fois que son propre limbe. » Après avoir étudié de nombreuses populations en nature, nous nous rallions au point de vue de BOISSIER, et nous pensons qu'il s'agit bien de deux espèces différentes, bien qu'il y ait quelques intermédiaires entre les types extrêmes.

Cependant, si l'on suit BOISSIER et si l'on convient de séparer spécifiquement *Centaurium majus* de *Centaurium minus*, comment doit-on envisager les « formes de transition qui les relient ? »

A notre avis, elles sont représentées par deux séries :

- a) Des sippes diploïdes représentées par *Chironia suffruticosa* Salz. (photo 28, pl. XI) sont probablement très anciennes et témoins d'une époque où les deux taxons (*minus* et *majus*) n'étaient pas encore bien séparés.
- b) Des sippes tétraploïdes, probablement hybridogènes, représentées par *Erythraea sanguinea* Mab. *grandiflora* Biv. et *Rhodensis* Boiss. (photo 29, pl. XI) qui, selon nous, sont nées en Méditerranée centrale et ont envahi ensuite la Méditerranée orientale.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 51 populations diploïdes et 15 populations tétraploïdes.

En 1961, nous avons compté pour la première fois le nombre chromosomique de cette espèce sur du matériel du Portugal. Depuis lors, de nombreux autres comptages sont venus confirmer nos résultats antérieurs. La méiose est régulière ; il y a 10 bivalents. Sur de nombreuses mitoses nous avons compté avec précision $2n = 20$; il y a deux chromosomes nettement plus grands que les autres (photo 30, pl. XI et fig. 23 et 24, p. 121).

Récemment, nous avons mis en évidence un autre nombre chromosomique dans cette espèce, à savoir : $n = 20$ ($2n = 40$) (fig. 25 et 26, p. 121) sur du matériel de Sardaigne, d'Italie méridionale, de Sicile et de l'île de Rhodes.

Il semble donc y avoir dans le *Centaurium majus* deux « races chromosomiques » dont la distribution géographique est distincte.

Morphologie comparée des deux races

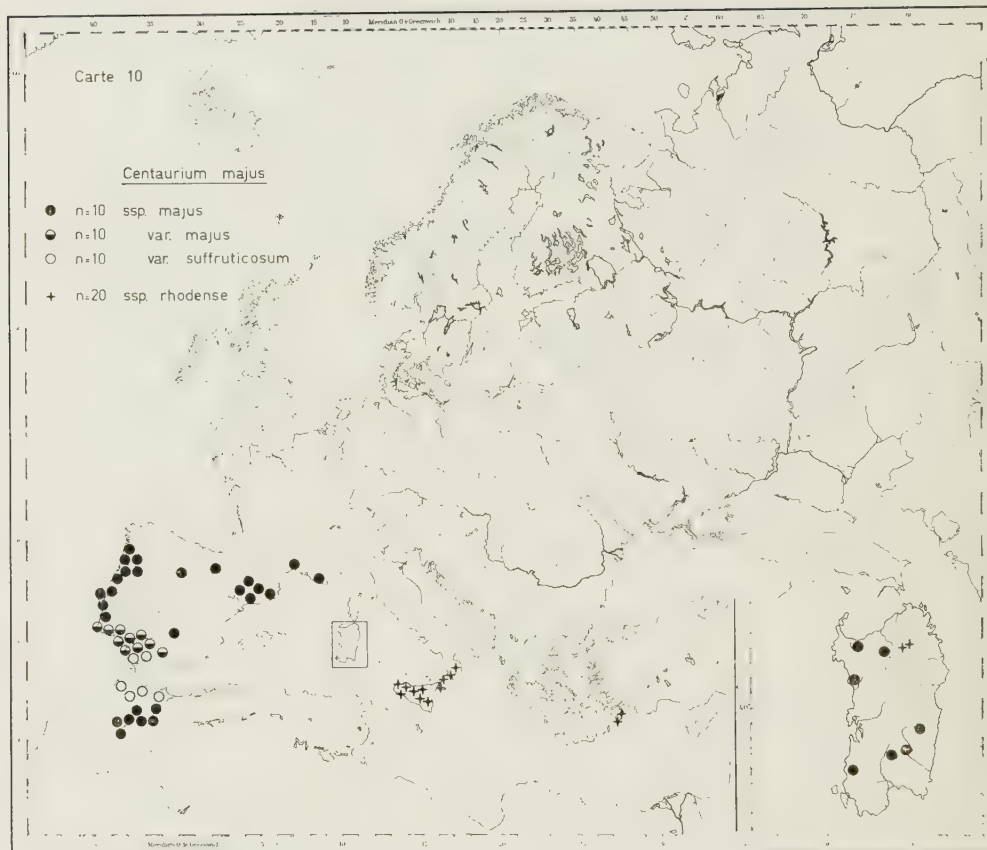
Les principaux caractères distinctifs sont consignés dans le tableau IV.

TABLEAU IV

Centaurium majus

Principaux caractères distinctifs des deux sous-espèces

<i>Organes</i>	<i>diploïdes</i>	<i>tétraploïdes</i>
Inflorescence	cyme bipare, très lâche (ou capitule très serré : var. <i>suffruticosum</i>)	cyme bipare, lâche
Calice (aspect) (longueur)	lisse 2,0 - 3,0 ($\pm 1,1$) - 6,0 mm.	scabriuscule 3,0 - 6,08 ($\pm 1,3$) - 8,5 mm.
Tube de la corolle (longueur)	5,5 - 7,1 ($\pm 0,9$) - 10,0 mm.	9,0 - 10,6 ($\pm 1,2$) - 13,0 mm.
Pétales (longueur) (forme)	5,0 - 7,2 ($\pm 1,0$) - 10,0 mm.	4,5 - 6,0 ($\pm 1,1$) - 9,0 mm.
(couleur)	ovales obtus rose foncé à blanc	ovales étroits, très aigus ou ovales obtus, mais alors petits rose foncé à blanc
Anthères (longueur) (tours de spire)	1,0 - 1,5 ($\pm 0,4$) - 2,5 mm. 4 - 6	1,0 - 1,8 ($\pm 0,5$) - 2,5 mm. 4 - 8
Diamètre des grains de pollen	20,3 $\mu \pm 1,7 \mu$	25,2 $\mu \pm 2,0 \mu$
Tige	ramifiée dès la base ou au sommet seulement	ramifiée le plus souvent dès la base
Type biologique	annuelle ou bisannuelle	annuelle ou bisannuelle
Répartition géographique	Méditerranée occidentale, Sardaigne	Méditerranée orientale, Sardaigne, Sicile



Distribution géographique

La race diploïde occupe la Péninsule ibérique, le Maroc, et probablement une grande partie de l'Afrique septentrionale, la France méditerranéenne et la Sardaigne (carte 10).

La race tétraploïde, au contraire, s'étend vers l'Est à partir de la Sardaigne : Sicile, Italie du Sud et île de Rhodes. D'après les exsiccata que nous avons examinés en herbier, il semble qu'elle s'étende au Proche-Orient (carte 10).

L'espèce est donc :

- diploïde dans la partie occidentale de la Méditerranée, et
- tétraploïde dans la partie orientale.

Les deux taxons sont présents en Sardaigne.

Ecologie

Les deux races ont presque la même écologie. Toutes deux sont liées à des terrains incultes, sur des collines arides, au bord des routes. Le sol est souvent compact, argilo-calcaire, marneux ou gypseux ; il se dessèche tôt dans la saison. Dans le sud de l'Italie, en Sardaigne, nous avons récolté la race tétraploïde dans des caniveaux très humides ; au Passo di Cancellò, en Italie, le terrain était marécageux. Lorsqu'elles sont en pleine floraison, le plus souvent, les autres espèces de *Centaureum* avoisinantes sont déjà défléuries et même desséchées. Nous n'avons pas pu déterminer dans quelles associations elles se rencontrent de préférence.

Discussion

Quel statut convient-il de donner aux races diploïdes et tétraploïdes ?

Au point de vue morphologique, elles sont assez voisines ; elles sont en grande partie allopatriques, toutefois elles sont toutes deux présentes en Sardaigne et probablement en Corse. Enfin, plusieurs auteurs ne les ont pas distinguées, ce qui montre bien qu'elles ont des affinités étroites. Cet ensemble de données nous fait opter pour un statut de sous-espèce.

La « race » diploïde croît dans la partie occidentale de la Méditerranée. Elle représente le taxon le plus ancien et correspond à deux « ensembles » de populations représentées :

- l'une par *Erythraea major* Hoffm. et Link 1809 (10 populations).
- l'autre par *Chironia suffruticosa* Salzmann 1825 (6 populations).

Ces deux ensembles de populations sont assez distincts si l'on considère les types extrêmes. Cependant, si on examine une série de populations qui croissent en Méditerranée occidentale, on s'aperçoit qu'il y a toutes les formes de passage (35 populations) entre *Erythraea major* Hoffm. et Link et *Chironia suffruticosa* Salzmann. Dès lors, nous pensons qu'il s'agit d'une même sous-espèce se présentant sous deux aspects à l'intérieur du même territoire :

- d'une part des plantes ramifiées dès la base, à très grandes fleurs groupées en cyme lâche (photo 27, pl. XI).
- d'autre part des plantes ramifiées dans leur partie supérieure seulement, à fleurs moyennes, ou grandes, groupées en capitule serré (photo 28, pl. XI).

En commun, elles ont des fleurs à corolle moyenne ou grande, dont les lobes sont égaux au calice ou atteignent les trois quarts de sa longueur ; elles possèdent une rosette de feuilles basilaires importante, formée de feuilles très distinctement nervées. Enfin, leur caryogramme est semblable ; toutes ont $2n = 20$ chromosomes dont deux unités nettement plus grandes. En outre, la taille des grains de pollen est semblable, moyenne $20,3 \mu \pm 1,7 \mu$.

Nous pensons que les types extrêmes sont bien distincts et qu'il convient de leur donner le statut de variétés (voir ci-dessous).

La « race » tétraploïde correspond à des plantes qui ont été décrites sous des noms différents suivant l'endroit où elles ont été récoltées. BIVONA (1816) a décrit, sur des plantes de Sicile, l'*Erythraea grandiflora*. Nous avons récolté ce taxon dans de nombreuses localités de l'île ; il s'agit toujours de plantes tétraploïdes. De Rhodes, BOISSIER (1859) a décrit une espèce *Erythraea Rhodensis* récoltée par Cadet de Fontenay. A sa description il ajoute : « Affinis, habitu et foliis *Er. grandiflorae* Bivona a qua corollae laciniis longioribus, acutissimis antheris longioribus, etc. differt. » En 1879, dans *Flora Orientalis*, il subordonne cette espèce comme var. *acutiflora* à l'*Erythraea Centaurium*. En effet, BOISSIER (1839-1845), dans « Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne pendant l'année 1837 », après avoir constaté que l'*Erythraea grandiflora* de BIVONA était intermédiaire entre *Erythraea Centaurium* (= *Centaurium minus*) et *Erythraea major*, rapproche la plante du sud de l'Italie du *Centaurium minus*, manière de faire qui nous paraît quelque peu arbitraire. Enfin, MABILLE décrivant la plante de la Serra di Pigno en Corse, écrit : « Hanc primo plantam *E. grandifloram* Guss. credidimus : eique auctoris siculi descriptio omnino convenit ; sed ab illa tamen recedit calyce laevi, et foliis. » Or, nous avons eu l'occasion de comparer nos plantes du Passo di Limbara, en Sardaigne, avec les exsiccata N° 322 de P. Mab. Herbar. Corsic. conservés à Kew. Ceci nous permet d'affirmer que nos échantillons appartiennent sans aucun doute à l'*Erythraea sanguinea* Mab.

Nos échantillons témoins de l'île de Rhodes, en particulier ceux qui proviennent de Koskinou, correspondent parfaitement au type de l'*Erythraea Rhodensis* de BOISSIER conservé à Genève. Quant à l'*Erythraea grandiflora* (Pers.) de BIVONA, nous nous croyons autorisé à admettre qu'il est représentatif du taxon tétraploïde que nous avons récolté en Sicile. En effet, d'une part la description correspond parfaitement, et, d'autre part ce taxon est le seul du groupe que nous ayons trouvé dans cette île.

En résumé, nous pouvons dire que le taxon tétraploïde à $n = 20$ représente à la fois :

Erythraea grandiflora (Pers.) Biv., en Sicile,

Erythraea rhodensis Boiss., à Rhodes,

Erythraea sanguinea Mabile, en Corse et en Sardaigne.

Dans le sud de l'Italie, les plantes que nous avons récoltées se rapprochaient, tantôt de l'*Erythraea sanguinea* Mab., tantôt de l'*Erythraea grandiflora* (Pers.) Biv.

Quelle est l'origine du taxon tétraploïde ?

Faisons remarquer tout d'abord que par leur morphologie, les populations tétraploïdes tiennent à peu près le milieu entre les *Centaurium minus* et *Centaurium majus*, comme BOISSIER le faisait déjà remarquer

à propos de la plante de BIVONA. Dès lors, il est assez vraisemblable que la (ou les) race(s) tétraploïde(s) est (sont) née(s) d'un croisement entre *Centaurium minus* et *Centaurium majus* diploïdes, tous deux présents en Sardaigne, suivi d'un redoublement du nombre chromosomique. Ce phénomène n'est pas nécessairement récent. Les populations tétraploïdes nées en Méditerranée centrale ont eu le temps de se diversifier quelque peu (*Erythraea sanguinea* de Corse, en effet, n'est pas absolument identique à *Erythraea rhodensis* de Sicile ou de Rhodes) et d'envahir la Méditerranée orientale, où, soit dit en passant, l'un des parents présumés, à savoir le *Centaurium majus* diploïde, paraît manquer (du moins nous ne l'avons jamais rencontré).

Nomenclature

Tirant les conclusions de ce qui vient d'être exposé, nous proposons de diviser l'espèce *Centaurium majus* de la manière suivante : le taxon diploïde s'appellera

Centaurium majus (Hoffmansegg et Link) Zeltner ssp. *majus* comb. nov. non Ronniger¹, basionyme *Erythraea major* Hoffmansegg et Link, Fl. port. I, 349, t. 65 (1809) (photo 27, pl. XI),
et le taxon tétraploïde

Centaurium majus ssp. *rhodense* (Boiss. et Reut.) Zeltner², basionyme *Erythraea rhodensis* Boissier et Reuter in Boiss. Diagn. Ser. II, VI, 121 (1859), (photo 29, pl. XI).

Nous proposons de subdiviser la ssp. *majus* en deux variétés :

- *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *majus* (photo 27, pl. XI).
- *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *suffruticosum* (Salzmann) Zeltner, basionyme *Chironia suffruticosa* Salzmann 1825 (photo 28, pl. XI). Sp. exs. W. herb. 4524.

Quant au taxon tétraploïde, nous renonçons, pour l'instant, à le subdiviser en variétés.

Synonymie

Centaurium majus ssp. *majus* var. *majus*

Basionyme :

Erythraea major Hoffm. et Link
1809 Fl. port. I, 349, t. 65.

¹ Le nom *Centaurium majus* a été utilisé à tort par RONNIGER pour désigner *Centaurium Barrelieri* (cf. p. 69).

² La règle de priorité voudrait que, dans ce cas, on utilise l'épithète *grandiflorum* ; cependant RONNIGER (1916) l'a déjà utilisée en transférant le taxon dans le genre *Centaurium*. Sa description « lobes aussi longs que le tube, 8 mm » se rapporte au taxon diploïde. Ce nom devient donc un nomen confusum. Dès lors, nous utiliserons celui de BOISSIER et REUTER.

Erythraea Boissieri

1852 Willkomm Enum. pl. Linnea, 48.

Centaureum umbellatum « raç. » *major* (Hoffm. et Link)

1913 Samp. Lista esp. herb. port., 106.

Centaureum minus var. *major*

1947 Samp. Fl. port. 2^e éd., 461.

Synonymie

Centaureum majus ssp. *majus* var. *suffruticosum* (Salzmann) Zeltner

Basionyme :

Chironia suffruticosa Salzmann

1825 Sp. exs. W. herb., 4524.

Erythraea Centaureum var. *suffruticosa*

1839 Griseb. Gen. et sp. Gentian., 140.

Centaureum umbellatum ssp. *suffruticosum*

1934 Maire in Jah. et Maire Cat. pl. Maroc III, 577.

Synonymie

Centaureum majus ssp. *rhodense* (Boiss. et Reut.) Zeltner

Basionyme :

Erythraea rhodensis Boissier et Reuter

1859 in Boiss. Diagn. Ser. II, VI, 121.

[*Erythraea grandiflora* (Pers.)
1816 Biv. Stirp. rar. Sicil. Manip. IV, 17¹.]

Erythraea sanguinea

1869 Mab. Rech. pl. Corse II, 45.

Erythraea Centaureum var. *laxa* et *acutiflora*

1879 Boiss. Fl. Or. IV, 68.

Erythraea centaureum var. *grandiflora*

1902 Halacsy Consp. fl. graec. II, 298.

Centaureum minus Gars.

Introduction

Cette espèce très répandue, la plus commune du genre, a été subdivisée en de très nombreuses sous-espèces, variétés et formes. DE LITARDIÈRE (1955), à la suite de RONNIGER (1916) par exemple, ne

¹ Voir note infrapaginale p. 109.

distingue pas moins de six variétés. Rappelons que de très nombreuses variétés et formes ont été décrites aussi dans d'autres espèces du genre, ainsi *Centaurium vulgare* et *Centaurium pulchellum*. Les sous-espèces, variétés et formes particulières à l'Europe orientale, nous sont totalement inconnues. Nous n'avons jamais eu l'occasion d'herboriser au-delà de la Grèce. Les graines que nous avons reçues des Jardins botaniques de Jalta, Iasi et Saint-Petersbourg ont donné naissance à des plantes que nous avons déterminées comme *Centaurium minus*, sans pouvoir les rapporter à quelqu'une des sous-espèces ou variétés décrites dans les flores des Balkans ou d'Europe orientale. Elles appartenaient au taxon le plus répandu de l'espèce (tétraploïde), c'est-à-dire à celui que nous désignerons plus loin sous le nom de ssp. *minus*.

Recherches cytologiques

Elles ont porté sur 16 populations diploïdes et 97 populations tétraploïdes.

Le nombre chromosomique de cette espèce a été déterminé pour la première fois par RORK (1949) sur des plantes de Junius¹ (Etat de New York). L'auteur a compté $2n = 42$.

En 1962, nous avons repris l'étude cytologique de cette espèce. Les chromosomes ont tendance à s'agglomérer. Les plaques équatoriales mitotiques présentent souvent des superpositions. Cependant, nous étions arrivé à la certitude que cette espèce était un tétraploïde à $n = 20$, ($2n = 40$). Des comptages sur du matériel de nombreuses autres provenances nous ont permis de confirmer ce résultat. La méiose est régulière (photo in *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 85, 1962, pl. VI et fig. 27, p. 121).

En 1963, nous avons mis en outre en évidence un taxon diploïde à $n = 10$ ($2n = 20$) sur du matériel du sud de la France². Par la suite nous avons trouvé d'autres populations diploïdes au Maroc, en Corse, Sardaigne, France, Italie du Sud, Grèce. La mitose montre 20 chromosomes de petite taille, à constriction médiane ou submédiane, peu prononcée, à l'exception de deux plus grands à constriction médiane (fig. 28 et 29, p. 121).

Morphologie comparée des deux races

Les principaux caractères distinctifs sont consignés dans le tableau V.

¹ D'après FERNALD (1950) le *Centaurium minus* des Etats-Unis a été importé d'Europe.

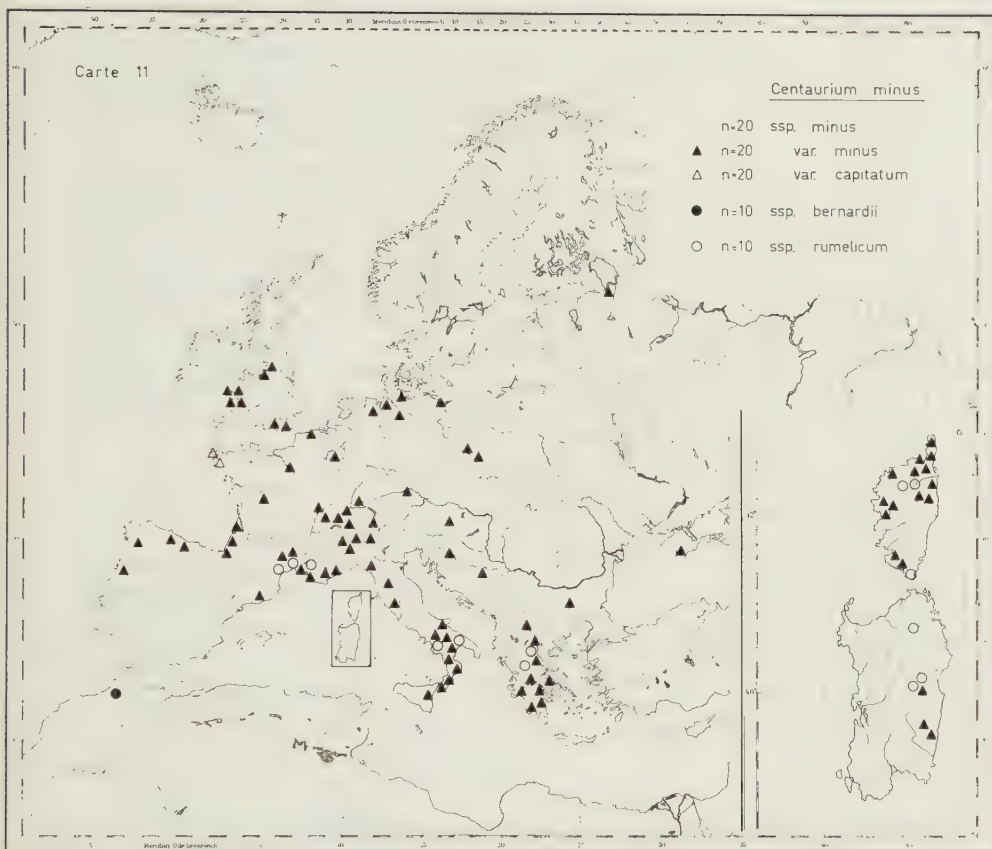
² A l'époque, nous avions attribué ce taxon au *Centaurium minus* var. *sanguineum* (Mab.) R. de Lit. Depuis lors, nous avons pu confronter nos échantillons témoins avec les exsiccata *Erythraea sanguinea* N° 322, de P. Mab. Herbar. Corsic., conservés à Kew. Ceci nous permet d'affirmer que nos plantes du sud de la France n'appartiennent pas à ce taxon (voir p. 108).

TABLEAU V

Centaurium minus

Principaux caractères distinctifs des sous-espèces

<i>Organes</i>	<i>diploïdes</i>	<i>tétraploïdes</i>
Inflorescence	Cyme bipare, lâche ou compacte	cyme plus ou moins compacte (var. <i>minus</i>) cyme très compacte (var. <i>capitatum</i>)
Calice (longueur)	1,5 - 3,0 ($\pm 0,9$) - 5,0 mm.	4,5 - 5,7 ($\pm 0,8$) - 7,5 mm.
Tube de la corolle (longueur) (forme)	4,0 - 6,9 ($\pm 0,9$) - 9,0 mm. non rétréci sous le limbe	4,0 - 7,9 ($\pm 0,8$) - 10,0 mm. rétréci sous le limbe
Pétales (longueur) (forme)	2,5 - 4,1 ($\pm 0,5$) - 6,0 mm. oblongs arrondis	3,5 - 6,4 ($\pm 0,8$) - 8,5 mm. oblongs ovales
Anthères (longueur) (couleur)	rose foncé, rose pâle, parfois blanc	rose, parfois blanc
Diamètre des grains de pollen	0,6 - 1,0 ($\pm 0,4$) - 1,4 mm.	0,6 - 1,1 ($\pm 0,3$) - 1,5 mm.
Tige	20,8 $\mu \pm 1,7 \mu$	25,3 $\mu \pm 1,2 \mu$
Type biologique	dressée, simple ou multiple annuelle	dressée, simple ou multiple bisannuelle, rarement annuelle
Répartition géographique	Maroc (ssp. <i>bernardii</i>) Méditerranée centrale et orientale (ssp. <i>rumelicum</i>).	Méditerranée et Europe centrale



Type biologique

Les deux races chromosomiques sont bisannuelles. Cependant, dans certaines conditions elles peuvent être annuelles, principalement lorsqu'elles se trouvent dans la région méditerranéenne. La première année il se forme une rosette foliaire importante qui donnera l'année suivante des hampes florifères.

Distribution géographique

Le taxon diploïde est euméditerranéen et atlantique. Il occupe un territoire situé entre le 30° et le 43° degré de latitude nord. Il s'étend du Maroc à la Grèce et probablement plus à l'Est. Comme nous l'avons déjà signalé, nous n'avons pas pu étudier les populations de la Méditerranée orientale situées à l'est de la Grèce (carte 11).

Le taxon tétraploïde est également présent en Méditerranée, mais il s'avance en Europe centrale et au nord de l'Europe. C'est celui des deux qui a l'aire de distribution la plus vaste.

Ecologie

L'écologie de *Centaurium minus* est très variable. Nous donnons ci-dessous une liste de toutes les alliances ou associations où nous l'avons récolté, ou vu mentionné dans la bibliographie :

Région méditerranéenne :

Schoeneto-plantaginetum crassifoliae, *Holoschoenetum romani*, *Dorycnieto schoenetum*, *Agrostideto agereturum*, *Deschampsietum mediae*, *Aphyllantheto leontodetum villarsii*, *Rosmarino lithospermetum*, *Koelerieto globularietum willkommii*, *Ericeto lavanduletum stoechidis*, *Helianthemetum guttati*, *Ornithopodieto helianthemetum tuberiae*, *Isoetum setaceae*, *Quercetum gallo provinciale*, *Calycotomo myrtetum* ;

Trifolieto cynodontetum, *Cisteto lavanduletum viridis*, *Asparageto ulicetum*, *Lavanduleto ericetum*, *Ulicetum argentei*, *Moliceto cocciferetum*.

Région d'Europe centrale :

Fragarion, *Mesobromion*, *Nardo-Galion*.

Selon OBERDORFER, les trois alliances sont caractéristiques de l'ordre des *Epilobietalia angustifolii*.

ROBYNS (1954) a décrit comme suit les stations belges du *Centaurium minus*. « Il croît dans les habitats les plus divers, secs ou plus ou moins humides, sur sol sablonneux pauvre, ou plus ou moins humifère, et sur sol argileux : pannes, pelouses, prairies, bords des chemins, talus, jachères, terrains vagues, broussailles et taillis, lisières forestières et sous-bois peu ombragés. »

Discussion

De ce qui précède, nous pouvons conclure que les races diploïdes et tétraploïdes de *Centaurium minus* représentent plusieurs taxons distincts. Quel statut convient-il de donner à ceux-ci ?

Nous procéderons comme nous l'avons fait pour d'autres espèces des genres *Blackstonia* et *Centaurium*, à savoir : nous distinguerons plusieurs sous-espèces et variétés subordonnées à ces sous-espèces.

Le taxon diploïde paraît être confiné à la région méditerranéenne et atlantique entre le 30^e et le 43^e degré de latitude nord. Il possède, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, une aire disjointe. Il n'y a guère de doute qu'il représente le taxon le plus ancien. Comme pour le taxon diploïde de *Centaurium tenuiflorum* (voir p. 91), nous pouvons distinguer plusieurs ensembles de populations :

- a) un ensemble de la Méditerranée occidentale qui correspond à la ssp. *bernardii* décrite par MAIRE et SAUVAGE (voir ci-dessous),
- b) un ensemble Est-européen que nous croyons pouvoir rapporter à la ssp. *rumelicum* décrite par VELENOVSKY (1898)¹, dont malheureusement nous n'avons pas pu voir le type.

¹ Nous rapportons à la ssp. *rumelicum* les individus diploïdes récoltés entre autres, à l'Olympe et à Metsovon.

La ssp. *bernardii* croît dans des dayas de la forêt occidentale de la Mamora avec parfois *Centaurium maritimum*. Ces stations forment de petites mares temporaires qui conservent certainement les restes d'une flore hygrophile, largement répandue au Tertiaire, comme nous l'avons vu à propos du genre *Blackstonia*.

Comme nous l'avons admis pour la ssp. diploïde de *Centaurium tenuiflorum*, nous pensons que la ssp. diploïde du *Centaurium minus* s'est différenciée graduellement en donnant les populations que nous avons rencontrées en France, en Corse et en Sardaigne. Les individus du Midi de la France par exemple sont bien différents de la sous-espèce de la forêt de la Mamora ; cependant, l'examen attentif de l'ensemble des populations diploïdes nous fait découvrir qu'il existe tous les intermédiaires morphologiques entre la ssp. *bernardii* de MAIRE et SAUVAGE et la ssp. *rumelicum* de VELENOVSKY.

Le taxon tétraploïde, sans doute plus résistant au froid, a pu coloniser l'Europe centrale et s'étendre jusqu'au nord de l'Europe et en Russie. Il a été introduit en Amérique du Nord et il existe en Australie¹ et en Tasmanie. Il est représenté au moins par deux ensembles de populations : le premier correspond au type de l'espèce et même au type du genre² ; l'autre se rapporte au *Centaurium capitatum* (Willd.) Borbas B. et S. Cette plante a été décrite pour la première fois sous le nom *Erythraea capitata* par WILLDENOW. TOWNSEND en a repris la description détaillée et l'a illustrée en 1881 [in *Journ. Linn. Soc. Bot. et in Journ. Bot.* (1879 et 1881)]. Il la mentionne également dans sa Fl. Hampshire de 1883 et 1904.

CORBIÈRE (1894) signale qu'elle diffère de *Erythraea Centaurium*, et spécialement de la var. *subcapitata*.

Une autre plante, morphologiquement très voisine, a été décrite par CORBIÈRE sous le nom *Erythraea Centaurium* β *subcapitata* (var. *capitata* auct. non *E. capitata* Willd.).

Centaurium capitatum ne diffère de cette variété que par l'insertion des étamines à la base du tube de la corolle. Les différences morphologiques utilisées par ces auteurs pour séparer *Centaurium minus*, *capitatum* et la variété *subcapitatum* nous paraissent peu évidentes. D'autre part, l'étude cytologique de ces plantes nous a montré le même caryotype. En effet, nous avons eu l'occasion d'étudier *Centaurium capitatum* sur du matériel provenant de Camaret (Finistère), qui nous a été envoyé par les soins du jardin botanique de Rouen. Sur de nombreuses anaphases I, nous avons compté exactement $n = 20$ chromosomes. La méiose est régulière.

Nous avons également compté $2n = 40$, dont deux grands chromosomes, dans la variété *subcapitatum* (Corb.) Gilmour du *Centaurium umbellatum* récoltée à Roscoff par M. Cl. Farron. Ces différences morphologiques qui sont pour la plupart quantitatives, à l'exception de l'insertion des étamines à la base de la corolle — caractère que nous avons

¹ Nous ne savons pas s'il existe spontanément en Australie et en Tasmanie, ou s'il a été introduit.

² Le type du genre est conservé dans l'herbier : *Hortus Cliffortianus*.

retrouvé chez certaines populations de *Centaurium minus* qui, par ailleurs, ne présentaient pas les autres caractères de *Centaurium capitatum* — ne sont pas suffisamment significatives pour maintenir comme espèce *Centaurium capitatum* à côté de *Centaurium minus*. En effet, par comparaison avec les populations du taxon diploïde de *Centaurium minus*, nous pensons que *Centaurium capitatum* n'est qu'une variété de *Centaurium minus* ssp. *minus*, variété qui ne représente que certaines populations maritimes du taxon tétraploïde. Il existe, comme pour les autres sous-espèces du genre *Centaurium*, tous les intermédiaires entre le type et sa variété *capitatum*.

Quelle est l'origine du taxon tétraploïde ? Nous envisagerons deux hypothèses :

- 1° Le taxon tétraploïde a pris naissance par autopolyploïdie à partir d'un taxon diploïde à $n = 10$, représenté soit par la ssp. *rumelicum*, soit par la ssp. *bernardii*.
- 2° Le taxon tétraploïde serait né par allopolyploïdie à partir de taxons diploïdes déjà plus ou moins différenciés, par exemple par croisement (suivi de redoublement du nombre chromosomique) de populations de la Méditerranée occidentale et de l'Est de l'Europe.

La première hypothèse nous paraît la plus vraisemblable. Si on l'admet, le taxon tétraploïde aurait probablement pris naissance en Afrique du Nord, plus particulièrement au Maroc. Le taxon diploïde ssp. *bernardii* de MAIRE et SAUVAGE s'y rencontre à l'état relictuel. Nous pensons qu'il est en voie de régression, comme nous l'avons observé pour les taxons diploïdes des *Blackstonia acuminata* et *perfoliata*. Le taxon tétraploïde, plus résistant, a pu coloniser l'Europe centrale et s'étendre jusqu'au nord de l'Europe et en Russie. Au point de vue de la nomenclature, le taxon tétraploïde devra porter le nom

Centaurium minus Gars. ssp. *minus*

et les ssp. diploïdes s'appelleront :

Centaurium minus ssp. *rumelicum* (Velenovsky) Zeltner, basionyme *Erythraea Centaurium* Pers. b) subsp. *rumelica* Vel. 1894 : Supplementum I. Flora bulgarica, Velenovsky 193, 1898.

Centaurium minus ssp. *bernardii* (Maire et Sauvage) Zeltner, basionyme *Centaurium umbellatum* (Gilib.) G. Beck ssp. *Bernardii* Maire et Sauvage : Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord : Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 34, fasc. 33 : 184, 1943.

Centaurium minus ssp. *minus* est subdivisé en deux variétés :

- l'une correspond au type,
- l'autre portant le nom de *Centaurium minus* ssp. *minus* var. *capitatum* (Willd.) Zeltner, basionyme *Erythraea capitata* Willd. ined. apud Cham. Adnot. ad Fl. Berol., 9, 1815.

Certes nous ne nous dissimulons pas que notre traitement taxonomique de l'espèce collective *Centaurium minus* est quelque peu provisoire. Malgré l'examen d'un nombre assez considérable de populations, il eût fallu étudier encore celles de Bulgarie et d'Asie mineure pour obtenir une vue complète des taxons décrits. L'*Erythraea turcica* Vel., par exemple, mériterait un examen approfondi. Mais lorsqu'on travaille avant tout sur du matériel vivant les difficultés de récolte ou d'obtention représentent parfois un « facteur limitant ».

Synonymie

Centaurium minus ssp. *rumelicum* (Velenovsky) Zeltner

Basionyme :

Erythraea Centaurium ssp. *rumelicum* Velenovsky
1898 Suppl. Fl. bulg., 193

Centaurium umbellatum ssp. *rumelicum*
1916 Ronn. Mitt. Naturw. Ver. Steierm. 52, 318.

Centaurium minus var. *rumelicum*
1955 Lit. in Briquet, Prodr. Fl. Cors. 3, 48.

Synonymie

Centaurium minus ssp. *bernardii* (Maire et Sauvage) Zeltner

Basionyme :

Centaurium umbellatum ssp. *Bernardii* Maire et Sauvage
1943 Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 34, fasc. 33, 184.

Synonymie

Centaurium minus ssp. *minus* var. *minus*

Basionyme :

Centaurium minus Gars.
1764 Fig. Pl. Anim., pl. 206 et 1767 Traité Pl. Anim. II, pl. 206.

Gentiana Centaurium
1753 Linné Spec. Pl., 229, excl. var.

Centaurium umbellatum
1781 Gilib. Fl. lituan. ser. 1, I, 35.

Erythraea Centaurium
1796 Borckh. in Roem. Arch. I-1, 30, ex. syn. L.

Centaurella dichotoma
1800 Delarbre Fl. Auv. éd. 2, 29.

Centaurium Erythraea
1800 Rafn Danm. Fl. II, 75 sec. Gilmour in Kew Bull. ann. 1937, 497.

Erythraea Centaurium subsp. *Centaurium*
1870 J. D. Hook Stud. fl. Brit. Isles, 241.

Centauroides Centaurium
1891 Ktze Revis. gen. Pl. II, 426.

Synonymie

Centaurium minus ssp. *minus* var. *capitatum* (Willd.) Zeltner

Basionyme :

Erythraea capitata Willd. ined. apud Cham. 1815 Adnot. ad Fl. Berol., 9

Erythraea Centaurium β *subcapitata*
1894 Corb. Nouv. Fl. Norm., 392.

Centaurium umbellatum var. *subcapitatum*
1937 Gilmour Kew Bull. 10, 31.

HYBRIDES NATURELS

Centaurium litardieri Ronn. ap. R. Lit.¹

Centaurium minus $\times$ *Centaurium tenuiflorum*

Introduction

Lors d'un voyage en Corse, en 1967, nous avons eu l'occasion de récolter cet hybride et d'en fixer des boutons. Nous l'avons trouvé à Serriera, en terrain sablonneux à la marine de Bussaglia. Il s'agit du « *locus classicus* ».

Recherches cytologiques

Sur de nombreuses diacinèses et prométaphases I, nous avons compté 20 chromosomes (fig. 30, p. 121). Il ne semble pas y avoir d'anomalie de la division comme nous l'avons observé chez *Centaurium intermedium*. L'étude des grains de pollen, par la méthode de Hrishi et Müntzing, révèle de nombreuses anomalies morphologiques. Nous évaluons à 70% le degré d'avortement.

Il s'agit là, sans doute, d'un véritable hybride qui réunit à la fois les caractères de *Centaurium minus* et de *Centaurium tenuiflorum*.

Nous envisagerons plusieurs hypothèses pour expliquer l'origine de cet hybride.

¹⁰ L'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'un croisement entre *Centaurium minus* tétraploïde à $n = 20$, et *Centaurium tenuiflorum*

¹ Nouv. contrib. Fasc. 7, in Candollea XI, 213 (1948) = *C. minus* $\times$ *tenuiflorum* Ronn. l. c.

tétraploïde à $n = 20$, bien que nous n'ayons jamais eu l'occasion de rencontrer ce dernier en Corse. Rappelons qu'il existe au nord de la Sardaigne, et nous ne serions pas étonné de le trouver également en Corse.

- 2^o L'hybride aurait pris naissance par union d'un gamète non réduit d'un *Centaureum minus* diploïde à $n = 10$ avec un gamète non réduit d'un *Centaureum tenuiflorum* à $n = 10$. Ces derniers taxons sont présents en Corse, et nous les avons récoltés et fixés en plusieurs localités.
- 3^o On pourrait également imaginer l'origine de cet hybride tétraploïde par union d'un gamète réduit d'un parent tétraploïde à $n = 20$ avec un gamète non réduit d'un autre parent diploïde.

De ces trois hypothèses, la première nous paraît la plus vraisemblable et nous espérons pouvoir la prouver par le croisement artificiel des deux taxons tétraploïdes.

Centaureum intermedium Druce¹

Cet hybride naturel entre *Centaureum vulgare* et *Centaureum minus* a été observé en Angleterre, pour la première fois par DRUCE (1928) qui l'a décrit sous le nom de *Centaureum intermedium*.

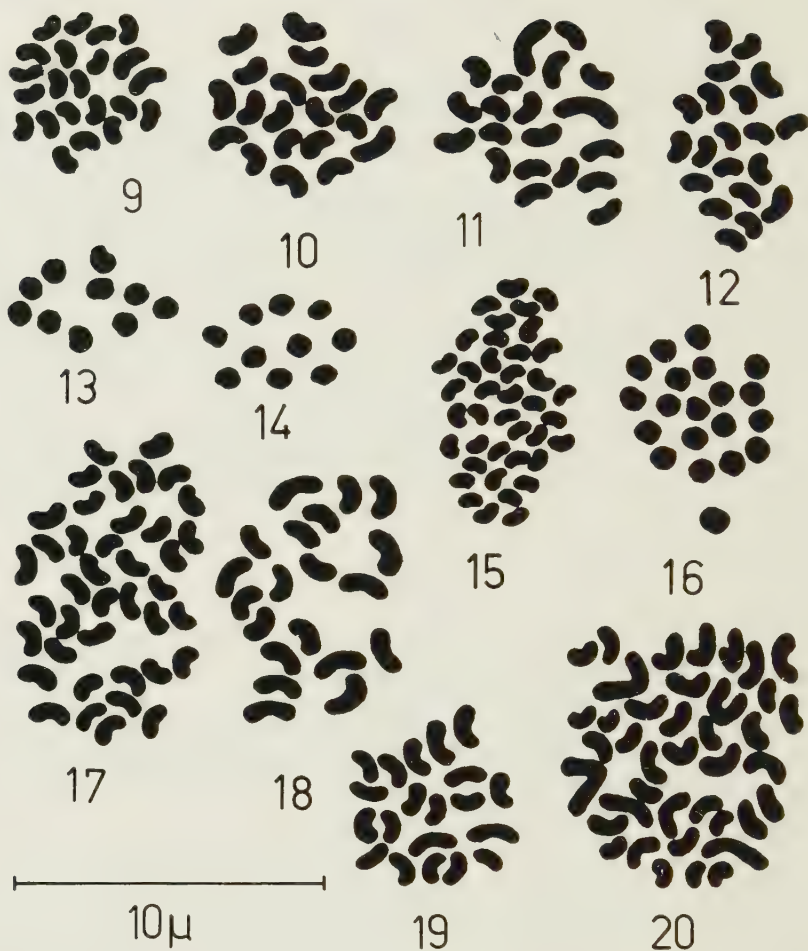
Nous avons eu l'occasion de l'observer à Ainsdale, en juillet 1969, où il croît avec *Centaureum minus* et *Centaureum vulgare*, dans un groupement floristique se rapprochant du *Centaureto saginetum*. Nous en avons fixé des boutons floraux.

Sur des mitoses de pièces florales nous avons toujours compté $2n = 40$ (fig. 32, p. 121) sans aucune hésitation.

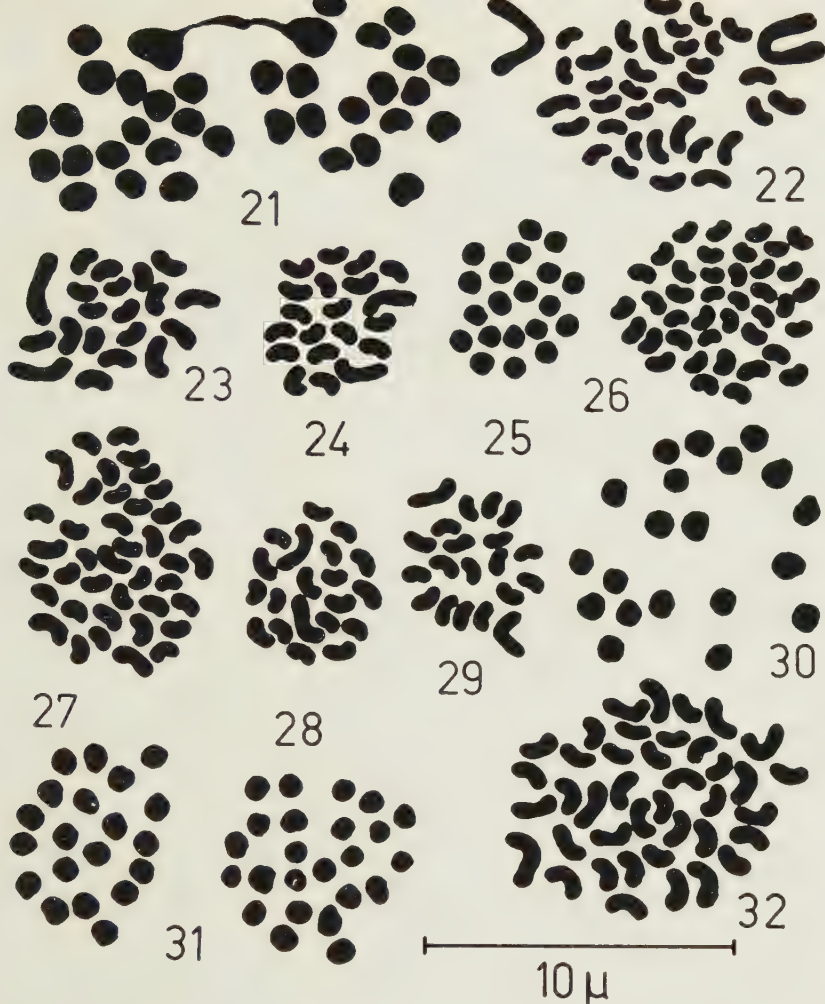
La méiose par contre offre des images inattendues. Nous avons observé de nombreuses irrégularités de la division. Aux anaphases I, nous observions tantôt une division régulière présentant deux groupes de 20 chromosomes, tantôt des groupes comptant de 20 à 24 chromosomes d'un côté, alors que le groupe correspondant n'en contenait que 16 à 20 (fig. 31, p. 121). Bien que nous n'ayons pu observer la diacynèse, il semble donc qu'il y ait des univalents, donc un certain degré d'asyn-dèse.

Le 80% environ des grains de pollen était mal formé, ou avorté. Du point de vue morphologique, cette espèce réunit à la fois les caractères de *Centaureum minus*, tétraploïde à $n = 20$, et ceux de *Centaureum vulgare*, tétraploïde également à $n = 20$ (photos 31, 32 et 33, pl. XII). L'inflorescence est en cyme moins dense que chez *Centaureum minus*, mais plus ramassée que chez *Centaureum vulgare*. La corolle a une dimension intermédiaire entre les deux espèces; les feuilles caulinaires sont linéaires obtuses, les feuilles radicales sont disposées en rosette moins dense que chez *Centaureum vulgare*; elles sont ovales, lancéolées, légèrement charnues.

¹ Brit. Pl. List, 78 (1928).



- | | | |
|---|------------------|-----------|
| 9. <i>Centaurium spicatum</i>
Mare Kermar (Maroc) | Mitose somatique | $2n = 22$ |
| 10. <i>Centaurium maritimum</i>
L'Estelle (Hérault) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 11. <i>Centaurium scilloides</i>
Newport Pembroke (Angleterre) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 12. <i>Centaurium barrelieri</i>
Alcaniz (Espagne) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 13. <i>Centaurium gypsicola</i>
Chinchon (Espagne) | Anaphase I | $n = 10$ |
| 14. <i>Centaurium favargerii</i>
Cheval Blanc (Vaucluse) | Anaphase I | $n = 10$ |
| 15. <i>Centaurium chloodes</i>
Coïmbre J. b. 68/393 (Portugal) | Mitose somatique | $2n = 40$ |
| 16. <i>Centaurium vulgare</i> ssp. <i>uliginosum</i>
Cernolice J. b. 64/26 (Tchécoslovaquie) | Anaphase I | $n = 20$ |
| 17. <i>Centaurium vulgare</i> ssp. <i>vulgare</i>
Greifswald (Allemagne) | Mitose somatique | $2n = 40$ |
| 18. <i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>acutiflorum</i>
Lala (Grèce) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 19. <i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>hermanni</i>
L'Estelle (Hérault) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 20. <i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>tenuiflorum</i>
Midelt (Maroc) | Mitose somatique | $2n = 40$ |



- | | | |
|--|------------------|-------------|
| 21. <i>Centaureum pulchellum</i>
Cheval Blanc (Vaucluse) | Anaphase I | $n = 18$ |
| 22. <i>Centaureum pulchellum</i>
Tuzla (Yougoslavie) | Mitose somatique | $2n = 36$ |
| 23. <i>Centaureum majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>majus</i>
Atajate (Espagne) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 24. <i>Centaureum majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>suffruticosum</i>
San Pedro (Espagne) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 25. <i>Centaureum majus</i> ssp. <i>rhodense</i>
Bosco di Ficuzza (Sicile) | Anaphase I | $n = 20$ |
| 26. <i>Centaureum majus</i> ssp. <i>rhodense</i>
Koskinou, Ile de Rhodes (Grèce) | Mitose somatique | $2n = 40$ |
| 27. <i>Centaureum minus</i> ssp. <i>minus</i>
Bosherston (Angleterre) | Mitose somatique | $2n = 40$ |
| 28. <i>Centaureum minus</i> ssp. <i>rumelicum</i>
Metsovon (Grèce) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 29. <i>Centaureum minus</i> ssp. <i>bernardii</i>
Forêt de la Mamora (Maroc) | Mitose somatique | $2n = 20$ |
| 30. <i>Centaureum litardieri</i>
Bussaglia (Corse) | Prométaphase I | $n = 20$ |
| 31. <i>Centaureum minus</i> × <i>vulgare</i>
Ainsdale (Angleterre) | Anaphase I | $n = 20-24$ |
| 32. <i>Centaureum minus</i> × <i>vulgare</i>
Ainsdale (Angleterre) | Mitose somatique | $2n = 40$ |

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE GENRE *CENTAURIUM*

1. Taxonomie

Le genre *Centaurium* offre, d'une part, des espèces relativement isolées par leur position systématique et peu variables, dont l'origine est sans doute fort ancienne :

Centaurium maritimum,

Centaurium scilloides,

Centaurium spicatum.

Cette dernière est séparée génétiquement des autres espèces européennes par son nombre chromosomique de $n = 11$.

Il offre, d'autre part, des ensembles de taxons extrêmement complexes, dont la variabilité paraît de prime abord défier l'analyse. Ce sont les sous-sections *Parviflora*, *Centaurium* et *Vulgaria* de la section *Centaurium*. De telles conditions se présentent dans un très grand nombre de genres de la flore d'Europe, par exemple : *Cerastium*, SÖLLNER (1954) et FAVARGER (1969) ; *Campanula*, CONTANDRIOPOULOS (1964 et 1966).

La systématique de ces trois ensembles est restée jusqu'ici extrêmement confuse, parce que les nombreux auteurs qui nous ont précédé ont décrit une foule de taxons spécifiques et infraspécifiques, propres souvent à de petits territoires, et dont les rapports ont été rarement envisagés dans une étude synthétique.

Nos recherches, qui ont porté sur plus de trois cents populations naturelles observées *in situ*, nous ont tout d'abord convaincu que plusieurs taxons appartenant à ces trois ensembles possédaient une certaine amplitude de variation phénotypique due aux conditions stationnelles. C'est pourquoi nous avons cru devoir renoncer à maintenir un statut taxonomique pour certaines variétés, ou formes, décrites dans la bibliographie et qui ne représentent, selon toute probabilité, que des accommodats, ou encore, des variations individuelles sans grande importance pour les populations où elles se présentent. Entre autres, par exemple, les var. *angustifolia*, *lutea*, *pumila*, *occidentalis*, *chrysogoni*, de *Centaurium maritimum* ; var. *uniflorum*, *rosulatum*, f. *pumilum*, de *Centaurium vulgare* ; var. *intermedium*, f. *palustre*, f. *contractum*, f. *subelongatum*, de *Centaurium pulchellum*, etc.

Pour déceler les unités naturelles et mettre un peu d'ordre dans ces groupes à systématique embrouillée et confuse, nous nous sommes adressé en premier lieu à l'étude cytologique. Mais ce critère n'a jamais servi, à lui tout seul, de base à la délimitation d'un taxon ; nous l'avons au contraire toujours utilisé en corrélation avec la morphologie, la biométrie et la distribution géographique, ou, l'écologie.

Nos recherches ont tout d'abord permis de résoudre certains problèmes que les floristes, se basant sur la morphologie seule, avaient dû laisser en suspens. Ainsi, dans la sous-section *Parviflora*, DE LITARDIÈRE (in BRIQUET et DE LITARDIÈRE, 1955) se demandait encore si l'on avait raison de séparer *Centaurium tenuiflorum* du *Centaurium pulchellum*. Nous avons pu répondre par l'affirmative en montrant que la première espèce avait $n = 10$, ou $n = 20$, et la seconde $n = 18$.

Dans la sous-section *Vulgaria*, l'existence de *Centaurium favargeri* à côté de *Centaurium vulgare* pouvait être mise en doute, et en fait, la plupart des auteurs, depuis 1825, avaient confondu les deux espèces. En comptant $n = 10$ chez la première espèce, et $n = 20$ chez la seconde, nous avons pu prouver qu'il s'agissait de deux taxons distincts, dont l'un (*Centaurium favargeri*) habite exclusivement (jusqu'à plus ample informé) le Midi de la France, où il est d'ailleurs en voie de disparition.

Au cours de nos recherches, nous avons été frappé souvent par la qualité et la finesse des observations des auteurs du XIX^e siècle qui n'utilisaient ni le microscope, ni la loupe binoculaire. Ainsi, lorsque BOISSIER (1839-1845) refuse d'homologuer l'*Erythraea major* Hoffmgg. et Link, du sud de l'Espagne, avec l'*Erythraea grandiflora* (Pers.) Bivona, du sud de l'Italie, il pressentait des différences entre ces taxons, que l'étude cytologique a confirmées. Le premier, en effet, est diploïde et le second tétraploïde.

Dans la grande majorité des cas, les unités naturelles que l'étude cytotaxonomique nous a permis de mettre en évidence, avaient déjà été plus ou moins pressenties par les taxonomistes actuels, ou du siècle passé. Aussi n'avons-nous eu que fort peu de binômes nouveaux à proposer. Ainsi, l'on peut affirmer que Velenovsky (1898), en créant la ssp. *rumelicum*, puis MAIRE et SAUVAGE (1943), en créant la ssp. *bernardii*, avaient saisi la différence entre populations diploïdes et tétraploïdes de *Centaurium minus*; que SCHOTT (1818) et ROUY (1887) avec *Erythraea acutiflora* et SENNEN (1930) avec *Erythraea hermanni* avaient remarqué de même, que les populations diploïdes et tétraploïdes de *Centaurium tenuiflorum* ne coïncidaient pas complètement.

Certes, on pourrait nous objecter qu'en attribuant une importance exagérée au nombre chromosomique, nous avons

- établi des différences taxonomiques entre des populations dont la morphologie est si voisine qu'on ne peut pas toujours les distinguer sur le terrain,
- créé des unités taxonomiques « horizontales », c'est-à-dire réuni des taxons de même degré de polyploïdie mais d'origine différente (espèces « polyphylétiques »).

A la première objection, nous pouvons répondre que la difficulté de séparer les sous-espèces diploïdes et tétraploïdes d'une même espèce n'est pas aussi grave qu'elle pourrait le paraître. En effet, ou bien elle ne se présente que sur une partie du territoire commun aux deux taxons. Ainsi, chez *Centaurium minus* diploïde et tétraploïde, la séparation est

impossible il est vrai, dans le sud de la France ; mais dans le reste du Bassin méditerranéen, le *Centaurium minus* diploïde est représenté par des populations à très petites fleurs, qui se distinguent assez facilement des populations tétraploïdes ; ou bien alors, les populations diploïdes et tétraploïdes qu'une morphologie semblable ferait confondre, habitent des territoires différents, de sorte que le floriste ne court pas le risque de les rencontrer dans une même station. Par exemple, les populations à fleurs relativement grandes de *Centaurium tenuiflorum* diploïde croissent dans le nord-est de l'Espagne et le sud de la France, où ne vit pas la race tétraploïde¹. Là, où le taxon tétraploïde coexiste avec la race diploïde, cette dernière est représentée par des populations à très petites fleurs, qu'il est assez facile de distinguer des plantes tétraploïdes (voir p. 93).

Certes, la distinction entre *Centaurium pulchellum* ($n = 18$) et certaines populations de *Centaurium tenuiflorum* tétraploïde n'est pas toujours facile ; on y parvient cependant avec un peu d'habitude.

Ces différences d'ailleurs ne sont pas propres aux « races chromosomiques » ; elles se présentent aussi entre des populations appartenant à des espèces diploïdes différentes, exemple :

— *Centaurium barrelieri* et *gypsicola*,

— *Centaurium majus* diploïde var. *suffruticosum* et *Centaurium minus* diploïde.

En donnant au critère cytologique un « poids » un peu plus grand, nous avons voulu souligner l'importance de ce critère d'isolement génétique et le rôle que les « races chromosomiques » ont joué dans l'évolution du genre *Centaurium*.

A la seconde objection, nous répondrons que nous avons toujours apporté la plus grande attention à la morphologie, de façon à éviter qu'un taxon diploïde ou tétraploïde associe des populations à morphologie trop peu voisine et dont on pourrait penser qu'elles sont d'origine différente. Le danger d'ailleurs n'existe vraiment que pour les taxons tétraploïdes. Chez les diploïdes, en effet, la variation morphologique est en général clinale. Les limites données aux taxons subs spécifiques ou variétaux seront donc toujours plus ou moins arbitraires. Dans ces cas de variation clinale, nous avons en général donné un statut de variété aux types extrêmes et renoncé à classer les intermédiaires, par exemple :

— *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *acutiflorum* et var. *hermanni* ;

— *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *majus* et var. *suffruticosum*.

Les espèces ou sous-espèces tétraploïdes que nous avons cru devoir distinguer ont été délimitées de façon suffisamment étroite pour qu'elles nous apparaissent monophylétiques. Ainsi nous avons maintenu la

¹ A l'exception d'un seul individu tétraploïde que nous avons trouvé parmi une population diploïde aux Aresquières.

séparation entre *Centaureum chloodes* et *Centaureum vulgare*, parce que ces deux taxons tétraploïdes pourraient bien avoir une origine différente. Dans la ssp. *rhodense* de *Centaureum majus*, il y a certes quelques différences entre les plantes de Corse (*Erythraea sanguinea* de MABILLE), celles de Sicile (*Erythraea grandiflora* (Pers.) Bivona) et de Rhodes (*Erythraea rhodensis* de BOISSIER et REUTER), mais la variation nous a paru clinale ; de plus, la ssp. *rhodense* nous paraît monophylétique et monotopique (voir p. 108).

Dans un seul cas, celui de *Centaureum tenuiflorum* tétraploïde (à savoir la ssp. *tenuiflorum*), nous ne saurions affirmer que les diverses populations (Portugal, sud de l'Italie, Grèce) ne sont pas nées indépendamment par autopolyploïdie à partir de la sous-espèce diploïde (ssp. *acutiflorum*). Au point de vue géographique, il est difficile de comprendre pourquoi un taxon relativement récent comme celui-ci ne possède pas une aire continue. D'autre part, nous avons relevé de petites différences morphologiques entre les populations du Portugal et celles de Grèce. Celles-ci cependant nous ont paru si légères que nous avons renoncé, pour le moment, à faire de ces populations des taxons distincts. Des recherches ultérieures permettront sans doute d'améliorer la classification sur ce point.

A la suite de nos recherches nous proposons la classification suivante pour les espèces européennes de ce genre :

Sections :

Sous-section :

Spicaria Griseb.

Xanthea Reichb.

Caespitosa Ronn.



Nous avons réintroduit la section *Caespitosa* de RONNIGER (1916) car nous pensons que *Centaureum scilloides*, qui en est le seul représentant, est une espèce très distincte, relictuelle (voir p. 68).

Nous avons proposé trois sous-sections : *Parviflora*, *Centaureum* et *Vulgaria* pour grouper et mieux faire ressortir les espèces affines de la section *Centaureum*.

Nous donnerons une brève description de chaque section et des sous-sections que nous avons individualisées.

Section *Spicaria* Griseb.

Cette section se caractérise par des plantes à fleurs disposées en épis unilatéraux. *Centaureum spicatum* (L.) Fritsch ap. Janchen est l'espèce européenne la plus répandue de cette section. Nombre chromosomique $n = 11$.

Section *Xanthea* Reichb.

Cette section ne contient qu'une seule espèce *Centaureum maritimum* (L.) Fritsch ap. Janchen. C'est la seule espèce qui a des fleurs jaunes. Elle se reconnaît donc très facilement. Nombre chromosomique $n = 10$.

Section *Caespitosa* Ronn.

Cette section ne contient qu'une seule espèce, *Centaureum scilloides* (L. f.) Druce, espèce relictuelle, à souche ligneuse, vivace, à feuilles ovales-orbiculaires, à fleurs très grandes et dont l'aire de répartition est disjointe et confinée à la région atlantique. Nombre chromosomique $n = 10$.

Section *Centaureum*

Elle comprend des plantes à inflorescence dichotome lâche ou compacte, à fleurs roses ou blanches, à feuilles basilaires disposées ou non en rosette.

Sous-section *Vulgaria* Meld.

Feuilles étroites plus ou moins linéaires, les basilaires disposées en rosette serrée et dense. Nombre chromosomique $n = 10$ et $n = 20$.

Sous-section *Parviflora* (Ronn.) Meld.

Feuilles basilaires ovales ou oblongues, non disposées en rosette ou formant une pseudo-rosette. Fleurs plus ou moins longuement pédicellées. Nombre chromosomique $n = 10$, $n = 18$ et $n = 20$.

Sous-section *Centaureum*

Feuilles ovales ou oblongues, les basilaires disposées en rosette. Nombre chromosomique $n = 10$ et $n = 20$.

2. Nombre de base

Nos recherches montrent que les taxons européens du genre *Centaureum* possèdent deux nombres de base : $x = 10$ et $x = 11$.

Les taxons des sections *Centaureum*, *Caespitosa*, *Xanthea* sont caractérisés par le nombre de base $x = 10$.

La section *Spicaria*, dont nous n'avons pu malheureusement étudier qu'une seule espèce (*Centaurium spicatum*), a par contre le nombre de base $x = 11$.

Au moment où nous avons entrepris nos recherches, on ne connaissait pas les nombres de base du genre *Centaurium*. En effet, les quelques résultats publiés étaient contradictoires. C'est ainsi que RORK (1949) avait publié le nombre $2n = 42$ pour *Centaurium umbellatum*. Cette espèce, d'après FERNALD (1950), a été importée d'Europe. RORK, se basant sur son résultat et faisant état des travaux de FAVARGER sur les Gentianacées (1949 et 1952), attribue un nombre de base $x = 7$ au genre *Centaurium* et considère *Centaurium umbellatum* comme hexaploïde. D'autre part, WULFF (1937) avait trouvé $n =$ environ 19 chez *Centaurium pulchellum*, alors que TARNAVCHI donnait $n =$ environ 21, et WARBURG $n =$ environ 17. *Centaurium vulgare* était également l'objet de controverses : $n =$ environ 19 par WULFF, alors que WARBURG trouvait $n =$ environ 28.

Les nombres de base $x = 10$ (ou peut-être $x = 5$ à l'origine) et $x = 11$ existent aussi chez *Gentiana*, et notamment ils se rencontrent dans une seule et même section du genre, la section *Cyclostigma* [*Gentiana utriculosa* $n = 11$ (FAVARGER 1952), *Gentiana pumila* $n = 10$ (FAVARGER 1965)], ce qui a conduit FAVARGER à supposer une évolution parallèle du caryotype.

Un autre fait intéressant à souligner est la différenciation d'un nombre $n = 18$, dont un très grand chromosome, sans doute à partir de $n = 20$, par interchanges segmentaires et pertes de segments hétérochromatiques, mécanismes imaginés par DARLINGTON (in STEBBINS 1950). Ce nombre pourrait faire croire à l'existence d'un nombre $x = 9$, hypothèse qui a été émise par KHOSHOO et *al.* Si l'on admet l'origine de ce nombre $n = 18$, que nous avons retrouvé dans quarante populations réparties du Bassin méditerranéen à l'Europe centrale, à partir de $n = 20$, cela apporte un argument important en faveur d'une origine monotopique de cette espèce (*Centaurium pulchellum*), car il est difficile d'imaginer qu'un mécanisme aussi complexe ait pu se produire en plusieurs lieux, de la même manière, et aboutir à la formation d'un caryotype aussi différencié.

Depuis le début de nos recherches, KHOSHOO (1966) a publié plusieurs nombres pour le « complexe *Centaurium pulchellum* », entre autres $n = 18$, $n = 27$ et $n = 28$. Nous ne pouvons émettre d'opinion sur ces comptages dont les deux derniers ne cadrent pas avec nos observations sur les plantes européennes (voir p. 97).

D'autre part, BRINK (in FREIJSEN 1967) a donné deux autres résultats chez *Centaurium vulgare* : $2n = 38$ et $2n = 42$. Cet auteur a peut-être étudié un hybride, mais cela n'est pas sûr. Il se pourrait, en effet, que les phases de translocations et de fusions qui ont conduit au caryotype de *Centaurium pulchellum* soient en train de se produire chez *Centaurium vulgare*. Notons que le nombre $n = 19$ a été trouvé chez *Enicostemma* (Erythraeinée) par SRINIVASAN (1941) (in DARLINGTON et WYLIE, 1955). Cependant, si notre hypothèse d'un caryotype en

évolution est correcte ($n = 20 \rightarrow n = 19$ puis $n = 18$), le nombre $n = 19$ chez *Centaurium* ne viendrait pas de $10 + 9$, comme certains des résultats de KHOSHOO le laisseraient supposer. Nous attendons pour nous prononcer que les résultats de l'auteur hindou soient confirmés.

3. Diploïdes et polyploïdes

Comme dans le genre *Blackstonia*, les espèces euméditerranéennes du genre *Centaurium* (*Centaurium maritimum* et *spicatum*) sont toujours diploïdes. Deux autres espèces, bien qu'euméditerranéennes, ont à la fois un taxon diploïde et un taxon tétraploïde en Méditerranée ; il s'agit de *Centaurium majus* et *Centaurium tenuiflorum*. L'espèce relictuelle, *Centaurium scilloides*, confinée à l'Atlantique, est également diploïde.

Lorsqu'une espèce est répandue à la fois en Méditerranée et en Europe centrale et qu'elle possède des races chromosomiques distinctes, les taxons euméditerranéens sont diploïdes, ceux qui s'avancent plus ou moins loin en Europe centrale sont tétraploïdes. Nous retrouvons dans ce phénomène ce que nous avons constaté dans le genre *Blackstonia*, et nous pensons qu'il s'agit d'un argument de poids en faveur de l'idée que la Méditerranée occidentale, où tous les taxons diploïdes se rencontrent, représente un des centres d'origine (primaire ou secondaire) du genre *Centaurium*, un autre centre se trouvant en Amérique centrale et Californie.

4. Essai sur la phylogénie et l'histoire du genre *Centaurium* en Europe

L'origine du genre *Centaurium* se situe, à notre avis, comme celle du genre *Blackstonia*, au Tertiaire moyen ou inférieur, peut-être même à une époque plus reculée encore, comme paraît le prouver la disjonction énorme entre le « centre méditerranéen et le centre américain » (Californie, Mexique, Amérique centrale). Peut-être les *Centaurium* de Californie font-ils partie de la flore madro-tertiaire dont certains éléments, selon STEBBINS et MAJOR (1965), auraient émigré au début du Tertiaire à partir d'un centre méditerranéen. Quoiqu'il en soit le genre *Centaurium*, plus riche en espèces que le genre *Blackstonia*, paraît avoir eu une histoire analogue à celle de *Blackstonia*, encore qu'elle soit beaucoup plus complexe. D'emblée, c'est-à-dire au Tertiaire inférieur, nous admettons qu'il s'est différencié en plusieurs espèces représentant les têtes de files des sections *Xanthea*, *Spicaria*, *Caespitosa* et *Centaurium* (voir schéma 2, p. 128).

Les trois premières sections sont actuellement monotypiques. Les espèces qui les représentent (respectivement *Centaurium maritimum*, *Centaurium spicatum* et *Centaurium scilloides*) sont plus ou moins figées dans leur forme, très différentes les unes des autres. Elles ont sans doute un long passé derrière elles. Le fait qu'elles sont diploïdes et que l'une

Schéma 2

Phylogénèse du genre *Centaureum*

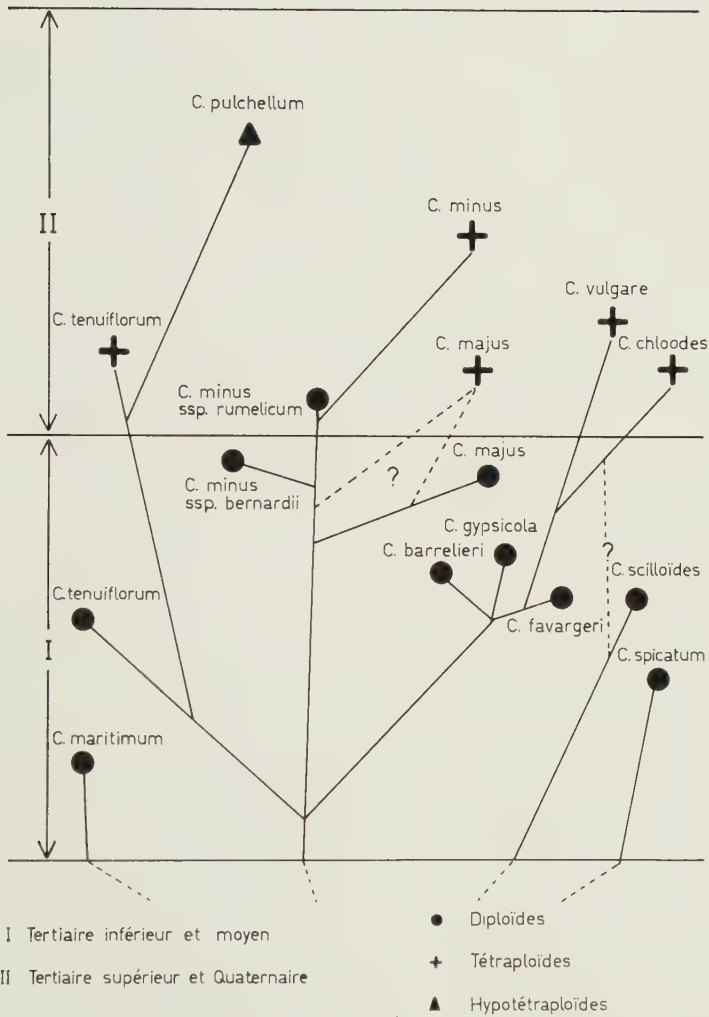


Schéma exprimant à la fois dans le temps, l'espace et la forme le développement des espèces européennes et d'Afrique du Nord du genre *Centaureum*.

Les points représentent le développement optimum d'un taxon dont l'origine se situe à la bifurcation des branches de l'arbre généalogique. On voit une « vague » de polyploïdes succéder à une « vague » de diploïdes.

Légende :

- I. Tertiaire inférieur et moyen.
Colonisation des régions méditerranéenne et atlantique.
- II. Tertiaire supérieur et Quaternaire.
Colonisation des régions méditerranéenne, atlantique et d'Europe centrale.

d'entre elles a une aire actuellement très disjointe sont des preuves de cette ancienneté. Leur distribution actuelle est exclusivement méditerranéenne ou atlantique.

Les populations ancestrales de la section *Centaurium* se sont scindées très tôt en trois ensembles représentés par les sous-sections *Parviflora*, *Vulgaria* et *Centaurium*. Dans la première, il n'y a pas de rosette de feuilles basilaires, les fleurs sont plus ou moins longuement pédicellées ; dans la deuxième et la troisième, les feuilles basilaires forment une rosette et les fleurs sont plus ou moins sessiles. Ces deux ensembles sont assez distincts, encore que les critères morphologiques de séparation soient assez légers.

La sous-section *Parviflora* n'a produit que deux espèces : *Centaurium tenuiflorum* et *Centaurium pulchellum*, dont la phylogénie est assez claire. Les populations diploïdes (*Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum*) qui sont les plus anciennes ont donné naissance, probablement par autopolyploïdie, aux populations tétraploïdes (ssp. *tenuiflorum*), et ces dernières, par un remaniement de la formule chromosomique ($2n = 40 \rightarrow 2n = 36$), au *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde.

Les populations ancestrales du second ensemble se sont différenciées en deux groupes : le premier, caractérisé par des feuilles étroites, plus ou moins linéaires, représente la sous-section *Vulgaria* ; le second, qui réunit des plantes à feuilles ovales ou oblongues, forme la sous-section

Centaurium.

Malgré cette coupure, nous avons été frappé par le fait suivant : si les espèces polyploïdes des sous-sections *Vulgaria* et *Centaurium* sont assez distinctes les unes des autres, il n'en est pas de même des taxons diploïdes qui ont entre eux des affinités très étroites. En effet, non seulement les populations diploïdes d'Afrique du Nord des *Centaurium minus* d'une part, et *majus* d'autre part, sont parfois très difficiles à distinguer, mais le *Centaurium majus* ssp. *majus* n'est pas très éloigné du *Centaurium barrelieri*, avec lequel plusieurs auteurs l'ont confondu.

Comme tous ces taxons se rencontrent dans la partie occidentale du Bassin méditerranéen, cette constatation nous confirme dans l'idée que le centre de différenciation des espèces européennes du genre *Centaurium* comprend l'Afrique du Nord et la Péninsule ibérique.

Que peut-on conclure sur le plan de la génétique, de la présence d'hybrides naturels interspécifiques chez *Centaurium* ?

Constatons tout d'abord que les caryogrammes de tous les *Centaurium* diploïdes étudiés par nous sont très semblables, de sorte que nous avons dû renoncer à différencier les taxons sur la base de la morphologie des chromosomes. La différenciation des espèces diploïdes repose sans doute avant tout sur des mutations de gènes (dites mutations « ponctuelles »).

Les deux hybrides naturels dont nous avons pu observer la cytologie offrent à la fois des ressemblances de comportement et des différences. Ils sont tous deux tétraploïdes et leur pollen comprend une majorité (70% et 80%) de grains avortés. Le premier (*Centaurium minus* $\times$

Centaurium tenuiflorum) possède une méiose régulière ; le second (*Centaurium minus* $\times$ *Centaurium vulgare*) présente des anomalies méiotiques. Cette différence est due peut-être au fait que le *Centaurium litardieri* (*Centaurium minus* $\times$ *Centaurium tenuiflorum*) associe des génomes assez différents. A la méiose, il y aurait autosyndèse comme dans un amphidiploïde et l'avortement partiel du pollen tiendrait à un certain degré d'incompatibilité entre le noyau hybride et le cytoplasme maternel.

Chez l'hybride *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium vulgare*, les génomes parentaux seraient moins différents ; il se formerait à la méiose des tétravalents¹ qui, en raison d'une basse fréquence de chiasmas, seraient remplacés souvent par des trivalents ou des bivalents et des univalents. Ceux-ci seraient le point de départ des troubles méiotiques observés.

Nous ne pouvons pas tirer de conclusions très fermes de cette étude d'hybrides naturels, sinon que l'*hybridation est possible* entre taxons appartenant aux trois sous-sections *Centaurium*, *Parviflora* et *Vulgaria*. D'autre part, comme les hybrides naturels observés sont tétraploïdes, on peut en déduire :

- ou bien que le croisement n'est possible chez *Centaurium* qu'entre taxons polyplôïdes ;
- ou bien qu'un croisement, s'il se produit entre deux taxons diploïdes, est immédiatement suivi d'un redoublement du nombre chromosomique. C'est de cette façon que nous avons envisagé (p. 109) l'origine du *Centaurium majus* ssp. *rhodense* qui, selon nous, résulte d'un croisement entre *Centaurium minus* diploïde et *Centaurium majus* également diploïde. Certes, il nous est difficile d'affirmer, sans preuves expérimentales, que l'hybridation entre taxons diploïdes différents de *Centaurium* est plus difficile qu'entre les races polyplôïdes. Nous nous contenterons de dire que nous n'avons jamais rencontré dans la nature de plantes intermédiaires entre deux taxons diploïdes, dont nous avons pu affirmer qu'ils représentaient des hybrides. Il nous semble que si nous avions fixé des hybrides, leur méiose eût présenté quelques irrégularités.

On voit par là combien il serait important de poursuivre nos recherches par le moyen de croisements systématiques entre tous les taxons que nous avons mis en évidence.

MELDERIS (1931) fut le premier à réaliser de tels croisements entre divers *Centaurium* ; s'il eut plus d'habileté ou de chance que nous dans ses essais, en revanche, à son époque, on ne connaissait presque rien des nombres chromosomiques des *Centaurium*. Aussi certaines des conclusions de l'auteur nous paraissent incompatibles avec nos propres résultats cytologiques. Par exemple : *Centaurium tenuiflorum* diploïde

¹ Rappelons que nous n'avons pas observé de multivalents à la méiose de cet hybride, mais il faut convenir que chez les plantes à chromosomes courts, l'observation des multivalents est souvent très difficile à faire.

à $n = 10$ ou tétraploïde à $n = 20$ ne peut provenir de *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde à $n = 18 \times$ *Centaurium tenuiflorum* diploïde à $n = 10$ ou tétraploïde à $n = 20$.

Enfin l'aspect géographique de l'évolution du genre *Centaurium* révèle nombre de faits intéressants. Tout d'abord, ainsi que nous l'avons relevé à plusieurs reprises au cours de ce travail, il est des plus probable que la partie occidentale du Bassin méditerranéen, plus particulièrement l'ancienne Tyrrhénide, complètement émergée à l'Eocène, représente un centre d'origine et de diversification du genre *Centaurium*, comme nous l'avons admis aussi pour le genre *Blackstonia*. Non seulement presque tous les taxons diploïdes se trouvent représentés dans un territoire qui dessine les contours de cet ancien « continent » tyrrhénien, mais certains d'entre eux y affectent une forme primitive encore incomplètement différenciée. C'est ainsi qu'en Afrique du Nord, la var. *suffruticosum* du *Centaurium majus* ssp. *majus* se rapproche, dans certains cas, du *Centaurium minus* ssp. *bernardii*. D'autre part, plusieurs taxons diploïdes y sont endémiques : *Centaurium barrelieri*, *Centaurium gypsicola*, *Centaurium scilloides*¹.

Comme c'est le cas dans le genre *Blackstonia*, les espèces de *Centaurium* exclusivement représentées par des populations diploïdes, ont une aire méditerranéenne ou atlantique. Par exemple, au cas des *Blackstonia grandiflora* et *imperfoliata*, on peut superposer celui des *Centaurium spicatum*, *Centaurium maritimum* et *Centaurium scilloides*.¹

Les espèces qui ont différencié des « races chromosomiques » ne sont représentées en Europe centrale ou du nord que par des taxons tétraploïdes ou hypotétraploïdes. Le cas des *Blackstonia acuminata* et *perfoliata* trouve son pendant avec la distribution des *Centaurium minus*, *Centaurium vulgare*, *Centaurium pulchellum*.

Nous avons pensé au cours de nos recherches qu'il y aurait vicariance entre les aires des « races » diploïdes et tétraploïdes d'une même espèce. Or ce n'est pas le cas général. Certes, dans la sous-section *Vulgaria*, l'aire des *Centaurium gypsicola*, *Centaurium barrelieri* et *Centaurium favargerii* ne se superpose en aucun point à celle des *Centaurium vulgare* et *Centaurium chloodes*².

En revanche, le taxon tétraploïde du *Centaurium minus* et le taxon hypotétraploïde du groupe du *Centaurium pulchellum* ont pénétré profondément dans l'aire méditerranéenne de leurs parents diploïdes, comme nous l'avons montré pour les *Blackstonia perfoliata* et *Blackstonia acuminata*. Quelle est la raison de cette absence d'exclusion ? On peut certes invoquer les facteurs humains (voir p. 53) mais cette explication cadre mal avec les faits d'exclusion dont nous parlerons ci-dessous. Il est possible, comme nous l'avons admis pour les *Blackstonia* précités, que les glaciations aient entraîné un reflux vers le sud des taxons tétraploïdes formés au moment d'un épisode glaciaire précédent et

¹ L'aire de ce taxon s'étend, comme on l'a vu, à la Normandie, à l'Angleterre et aux Açores, mais elle est très disjointe. On peut presque parler d'une endémique eu-atlantique.

² Sauf au Portugal, où il semble qu'on puisse trouver dans un même territoire les *Centaurium favargerii* et *chloodes*.

répandus en Europe centrale pendant l'interglaciaire correspondant. Les glaciations ont sévi plus fortement au sud de la France qu'en Italie péninsulaire. En France, elles auraient exterminé par exemple la forme primitive à petites fleurs du *Centaurium tenuiflorum* diploïde (var. *acutiflorum*). En Italie, par contre, il est intéressant de constater que le *Centaurium pulchellum* ($2n = 36$) ne se rencontre pas au sud de la plaine padane, où il est entièrement remplacé (comme l'avait bien vu BOLLE, 1865) par le *Centaurium tenuiflorum* (diploïde). Il y a donc ici exclusion, comme nous l'avons observé chez *Blackstonia perfoliata* (voir p. 53) dans la péninsule italique.

Chez deux espèces de *Centaurium* la race tétraploïde habite exclusivement le Bassin méditerranéen; ce sont *Centaurium majus* ssp. *rhodense* et *Centaurium tenuiflorum* ssp. *tenuiflorum*. Dans le cas du *Centaurium majus*, nous avons mis en évidence une pseudo-vicariance géographique « du type occidental-oriental » (FAVARGER 1962), les races diploïdes vivant à l'ouest (Maroc, Portugal, Espagne, sud de la France, Sardaigne) et les races tétraploïdes à l'est (Sardaigne, sud de l'Italie, Sicile, Grèce, île de Rhodes).

Constatons que ce phénomène de pseudo-vicariance à l'état pur ne peut être récent. Il s'est probablement produit au cours du Sahélien, dernière époque qui, d'après FURON, ait été fortement géocratique en Méditerranée. La présence exclusive du taxon diploïde ancestral en Méditerranée occidentale confirme le rôle que nous attribuons à l'ancienne Tyrrhénide dans la genèse des espèces européennes des genres *Centaurium* et *Blackstonia*. Le taxon tétraploïde a dû naître en Sardaigne, où actuellement encore il coexiste avec le diploïde, et gagner de là le sud de l'Italie, la Sicile et la Grèce¹.

Notons que dans cette distribution, l'influence humaine n'a pas « brouillé les cartes », ce qui enlève quelque peu sa valeur explicative à ce facteur dans le cas des *Blackstonia perfoliata* diploïdes et tétraploïdes ou des *Centaurium minus* diploïdes et tétraploïdes. En revanche, l'explication par les glaciations reste valable, car à la latitude de la Sardaigne, de la Calabre et de la Sicile, c'est-à-dire là où précisément se situe le phénomène de pseudo-vicariance entre races chromosomiques du *Centaurium majus*, leur influence a dû être minime.

En Corse et en Sardaigne, il n'est pas dépourvu d'intérêt d'observer qu'il y a coexistence de taxons anciens diploïdes, *Centaurium minus*, *Centaurium tenuiflorum* et *Centaurium majus*, et de leurs descendants tétraploïdes ou hypotétraploïdes. Cela nous paraît en rapport avec l'histoire mouvementée de ces îles tyrrhéniennes au cours du Tertiaire (cf. CONTANDRIOPOULOS 1962).

Dans tous ces cas de distribution de races diploïdes et polyploïdes, l'origine monotypique (au sens où l'entendent FAVARGER et KÜPFER 1970) du polyploïde nous paraît la plus vraisemblable.

¹ Au Sahélien, il n'y avait pas de connexions directes entre la Sardaigne et le sud de l'Italie, ni entre le sud de l'Italie et la Grèce, de sorte que l'expansion du tétraploïde a peut-être eu lieu déjà à l'Eocène (?).

En revanche, chez *Centaureum tenuiflorum*, une origine polytopique de la race ou des races polyploïdes dont l'aire est disjointe¹ est non seulement possible, mais assez probable. Notons que les populations polyploïdes de cette espèce semblent avoir pris naissance surtout aux deux extrémités de l'aire du diploïde et qu'entre les populations éloignées (Grèce, Portugal) un début de différenciation morphologique se manifeste. Ou alors le tétraploïde est lui-même rélictuel et plus ancien qu'on ne le pense.

Clé de détermination des espèces du genre *Centaureum*

1. Corolle jaune, fleurs en cyme dichotome pauciflore ; style fendu jusqu'au milieu, à stigmates linéaires-oblongs ; capsule deux fois plus longue que le calice ; plante annuelle printanière ;
 $n = 10$ *C. maritimum*
- Corolle rose, ou rarement blanche, fleurs petites, subsessiles, en épis unilatéraux ; style soudé jusqu'au sommet, à stigmates arrondis ; capsule égalant le calice ; plante annuelle, estivale ;
 $n = 11$ *C. spicatum*
- Corolle rose, ou rarement blanche, fleurs en cyme corymbiforme, multiflore parfois réduite à 1-3 fleurs ; style divisé jusqu'au tiers, à stigmates arrondis, bipartits ou bifides ; plantes annuelles ou bisannuelles (rarement vivaces : *C. scilloides*) 2
2. Feuilles étroites, linéaires, ou linéaires-oblongues, ou linéaires lancéolées, les radicales en rosette 3
- Feuilles larges, oblongues ou ovales, les radicales en rosette ou non 7
3. Plante scabre-tomenteuse, d'un vert cendré 4
- Plante glabre, d'un vert glauque 5
4. Feuilles radicales nombreuses, linéaires ou linéaires-oblongues, non atténuées à la base, en rosette dense, les caulinaires étroitement linéaires ; fleurs petites, pédicellées ; corolle à pétales ovales-oblongs de 2-4 mm ; capsule égalant le calice ; sud de la France ; alluvions ; $n = 10$ *C. favargerii*
- Feuilles radicales nombreuses, linéaires ou linéaires-oblongues, brièvement atténuées à la base, en rosette plus ou moins dense, les caulinaires étroitement linéaires ; fleurs grandes, subsessiles ; corolle à pétales ovales-aigus de 4-6 mm ; capsule dépassant le calice ; Espagne centrale, collines gypseuses ; $n = 10$. *C. gypsicola*

¹ Des prospections encore plus soigneuses et systématiques pourraient modifier le tableau, mais cela nous paraît peu probable.

- Feuilles radicales nombreuses, linéaires ou linéaires-oblongues, brièvement atténuées à la base, en rosette dense, les caulinaires étroitement linéaires pourvues sur leur marge de fins poils ou de papilles ; fleurs moyennes, pédicellées ; corolle à pétales ovales-oblongs de 2-4 mm ; capsule allongée, subcylindrique dépassant le calice à sépales pourvus de papilles ; côtes atlantiques, Europe centrale ; $n = 20$. *C. vulgare* ssp. *uliginosum*

- 5. Feuilles linéaires ou linéaires-spatulées, nettement atténuées à la base, mucronées, subtrinerves, les radicales disposées en rosette, les caulinaires opposées ; fleurs grandes, pédicellées ; sépales linéaires sétacés ; pétales ovales-oblongs de 10-12 mm ; capsule dépassant le calice ; plante de 20-40 cm de haut ; Espagne orientale ; terrain argilo-calcaire ; $n = 10$. *C. barrelieri*

- Feuilles linéaires-spatulées ou lancéolées-oblongues, les radicales linéaires-spatulées en rosette plus ou moins dense, les caulinaires linéaires-obtuses 6

- 6. Tiges de 5-25 cm, raides, dressées dès la base, plus épaisses à la base qu'au sommet, à 4 angles fins ; fleurs solitaires ou nombreuses en cyme corymbiforme ; capsule allongée, subcylindrique dépassant le calice ; Europe centrale et du nord ; plante halophile ; $n = 20$ *C. vulgare*

- Tiges de 3-10 cm, nombreuses, étalées puis redressées, plus épaisses au sommet qu'à la base, à 4 angles saillants ; fleurs solitaires ou en cyme pauciflore ; capsule épaisse ellipsoïdale dépassant à peine le calice ; côtes atlantiques : Portugal, Espagne, Golfe de Gascogne, dunes ; $n = 20$ *C. chloodes*

- 7. Plantes cespiteuses vivaces ; tiges couchées diffuses, gazonnantes à rameaux stériles étalés ; à feuilles inférieures ovales-suborbiculaires, distinctement pétiolées, les florifères dressées à feuilles elliptiques-oblongues ; fleurs très grandes ; côtes atlantiques : Portugal, Espagne, France, Angleterre ; $n = 10$. *C. scilloides*

- Plantes non cespiteuses, annuelles ou bisannuelles ; tiges simples dressées ou à rameaux tous florifères, raides, dressés ; feuilles inférieures atténuées à la base, sans pétiole distinct, les radicales si elles existent larges, obovales ou ovales ; fleurs grandes ou petites, isolées ou en cyme multiflore 8

- 8. Feuilles radicales non disposées en rosette ou formant une pseudo-rosette, ovales-obtuses, les inférieures souvent plus grandes que les supérieures ; fleurs plus ou moins longuement pédicellées, solitaires à l'extrémité des rameaux ; corolle à lobes plus ou moins aigus ou subaigus, longs de 3-4 mm ; capsule égalant presque le calice 9

- Feuilles radicales en rosette, obovales-oblongues, les caulinaires inférieures plus longues que les supérieures ; fleurs sessiles ou subsessiles, fasciculées au sommet des rameaux ; corolle à lobes obtus, longs de plus de 5 mm ; capsule plus longue que le calice 10
9. Plante raide à rameaux dressés : tiges de 10-40 cm, simples à la base, ramifiées au sommet : fleurs brièvement pédonculées, solitaires ou en cyme fastigiée multiflore ; feuilles ovales, obtuses, égales ou plus courtes que les entre-nœuds ; Bassin méditerranéen ; $n = 10$ et $n = 20$ *C. tenuiflorum*
- Plante plus ou moins grêle, à rameaux ouverts ; tiges de 2 à 30 cm, grêles, rameuses dès la base ; fleurs pédonculées solitaires ou en cyme dichotome étalée : feuilles ovales ou oblongues lancéolées ordinairement, plus courtes que les entre-nœuds ; Bassin méditerranéen, Europe centrale et du nord ; $n = 18$.
C. pulchellum
10. Fleurs moyennes sessiles ou subsessiles, en corymbes denses au sommet des rameaux ; corolle à lobes obtus, ovales ne dépassant pas 6 mm : tige quadrangulaire, simple ou multiple, ramifiée au sommet : capsule plus longue que le calice ; Bassin méditerranéen, Europe centrale et du nord ; $n = 10$ et $n = 20$. *C. minus*
- Fleurs grandes, pédicellées en corymbes très lâches et larges ou multiflores et très denses au sommet des rameaux ; corolle à lobes longs de plus de 7 mm ; tige quadrangulaire à angle ailé, rameuse dès le milieu ou dès la base ; capsule deux fois plus longue que le calice, ellipsoïdale ou cylindrique : Bassin méditerranéen ; $n = 10$ et $n = 20$ *C. majus*

Sous-espèces et variétés

Centaureum vulgare

Plante entièrement glabre, halophile ; côtes atlantiques, plus rarement Europe centrale ssp. *vulgare*

Plante scabre tomenteuse, offrant des poils très fins ou des papilles sur la tige, la marge des feuilles et le calice ssp. *uliginosum*

Centaureum tenuiflorum

Feuilles radicales non disposées en rosette ; entre-nœuds aussi longs que les feuilles caulinaires : inflorescence de 20 à 180 fleurs : pétales d'un rose pâle à rose saumon, ovales-oblongs, terminés par une échancrure dentée ; tube de la corolle nettement rétréci sous le limbe ;

$n = 10$ ssp. *acutiflorum*

Feuilles radicales formant ordinairement une rosette ; entre-nœuds égaux ou deux fois plus longs que les feuilles caulinaires ; inflorescence de 2 à 90 fleurs ; pétales d'un rose intense, ovales-oblongs, ordinairement entiers ; tube de la corolle non rétréci sous le limbe ;

$n = 20$ ssp. *tenuiflorum*

Centaurium tenuiflorum ssp. *acutiflorum*

Fleurs petites ; pétales de 2,5 à 3,5 mm, rose pâle ; inflorescence de 60 à 180 fleurs ; région méditerranéenne entre le 30^e et le 40^e degré de latitude nord ; écologie : climat méditerranéen pur ; groupement végétal : *Heleochoion* ; sol compact ;

$n = 10$ var. *acutiflorum*

Fleurs assez grandes ; pétales de 4 à 5,5 mm, rose pâle à rose lilas ; inflorescence de 20 à 70 fleurs ; Espagne centrale et du nord-est, Midi de la France, Corse ; écologie : climat méditerranéen de transition ; groupements végétaux : *Plantaginion* et *Trifolion* ; sol : humide et sablonneux ;

$n = 10$ var. *hermanni*

Centaurium minus

Fleurs petites, rose foncé, pétales à lobes de 2,5-6,0 mm ; longueur des anthères 0,6-1,4 mm ; diamètre des grains de pollen 20,8 μ ; Méditerranée centrale et orientale ;

$n = 10$ ssp. *rumelicum*

Fleurs petites, rose pâle, pétales à lobes de 2,5 mm ; Maroc ;

$n = 10$ ssp. *bernardii*

Fleurs moyennes, rose lilas ; pétales à lobes de 5 à 6 mm ; longueur des anthères 0,6-1,5 mm ; diamètre des grains de pollen 25,3 μ ; Bassin méditerranéen, Europe centrale et du nord ;

$n = 20$ ssp. *minus*

Centaurium minus ssp. *minus*

Tige de 10 à 60 cm ; fleurs sessiles ou subsessiles en inflorescences dichotomes ou fasciculées au sommet des rameaux, formant des cymes ou des corymbes var. *minus*

Tige de 2 à 10 cm ; fleurs sessiles en glomérules denses, munies chacune de 2 à 3 bractées ligneuses inégales ; bords de mer. var. *capitatum*

Centaurium majus

Inflorescences en cymes bipares très lâches ou en capitules très serrés ; pétales ovales-obtus, d'un rose intense ou saumon ; anthères formant 4 à 6 tours de spire ; calices et bractées lisses ; Méditerranée occidentale ;

$n = 10$ ssp. *majus*

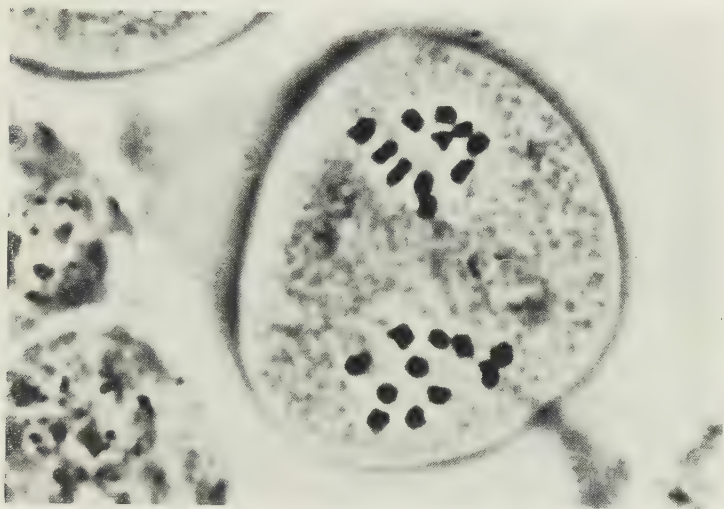
Inflorescences en cymes bipares lâches ; pétales ovales-étroits, très aigus ou ovales-obtus mais alors petits, d'un rose très intense ; anthères formant 4 à 8 tours de spire ; calices et bractées scabriuscules ; Méditerranée orientale ;

n = 20 ssp. *rhodense*

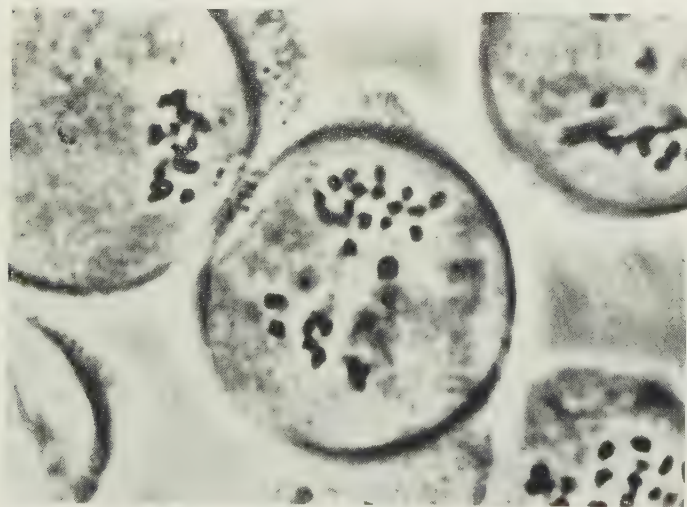
Centaurium majus ssp. *majus*

Cyme bipare très lâche ; fleurs très grandes var. *majus*

Capitules très serrés, multiflores ; fleurs moyennes . var. *suffrutisocum*



15

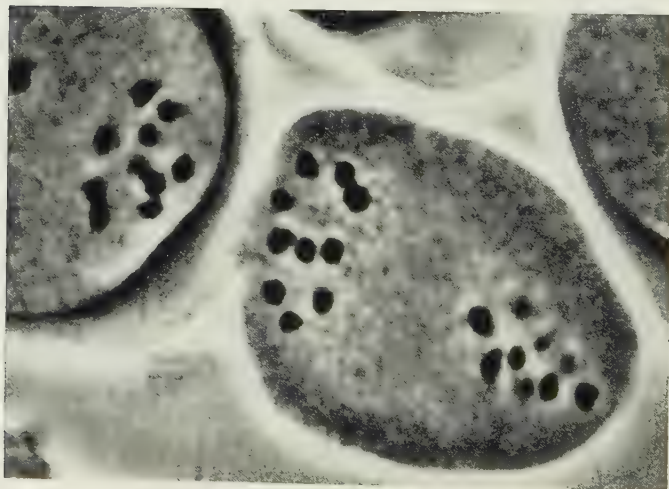


16

15. *Centaurium spicatum* diploïde (L'Espiguette, France) : anaphase I.
16. *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde (Lavaux-Sainte-Anne, Belgique) : anaphase I.



17



18

17. *Centaurium favargeri* diploïde (Cheval-Blanc, France).

18. *Centaurium favargeri* diploïde (Cheval-Blanc, France): anaphase I.



19

20

21

19. *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *acutiflorum* diploïde (Lala, Grèce).
20. *Centaurium tenuiflorum* ssp. *acutiflorum* var. *hermanni* diploïde (Grau du Roi, France).
21. *Centaurium tenuiflorum* ssp. *tenuiflorum* tétraploïde (Némée, Grèce)



22

23

22. *Centaureum tenuiflorum* ssp. *tenuiflorum* tétraploïde (Bab Berred, Maroc).
23. *Centaureum pulchellum* hypotétraploïde (Ventas de Zafarraya, Espagne).

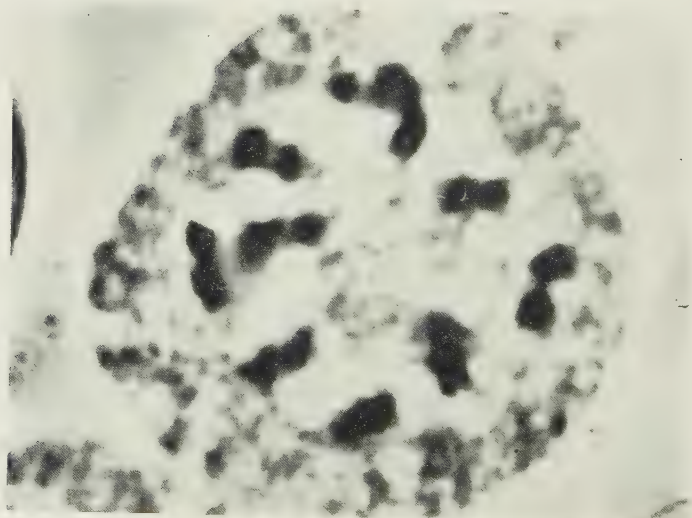


24

25

26

24. *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde (Lavaux-Sainte-Anne, Belgique).
25. *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde (Casas de Gaona, Espagne).
26. *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde (Ventas de Zafarraya, Espagne).



27. *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *majus* diploïde (Cortijos de Alcaceira, Espagne).
28. *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *suffruticosum* diploïde (Tarifa, Espagne).
29. *Centaurium majus* ssp. *rhodense* tétraploïde (Bosco di Ficuzza, Sicile).
30. *Centaurium majus* ssp. *majus* var. *majus* diploïde (Serra de Monchique, Portugal) : diacinèse.



31

32

33

31. *Centaureum minus* tétraploïde (Ainsdale, Angleterre).
32. *Centaureum minus* $\times$ *vulgare* tétraploïde (Ainsdale, Angleterre).
33. *Centaureum vulgare* tétraploïde (Ainsdale, Angleterre).

Résumé

1. Les nombres chromosomiques suivants ont été déterminés pour la première fois ou sont différents de ceux publiés par d'autres auteurs.

Genre *Blackstonia*

<i>Blackstonia grandiflora</i> var. <i>grandiflora</i>	<i>n</i> = 10
<i>Blackstonia grandiflora</i> var. <i>trimestris</i>	<i>n</i> = 10
<i>Blackstonia imperfoliata</i>	<i>n</i> = 10
<i>Blackstonia acuminata</i> ssp. <i>acuminata</i>	<i>n</i> = 20
<i>Blackstonia acuminata</i> ssp. <i>aestiva</i>	<i>n</i> = 10
<i>Blackstonia perfoliata</i> ssp. <i>perfoliata</i>	<i>n</i> = 20 ¹
<i>Blackstonia perfoliata</i> ssp. <i>intermedia</i>	<i>n</i> = 10

Genre *Centaurium*

<i>Centaurium maritimum</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium scilloides</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium barrelieri</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium favargerii</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium gypsicola</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium vulgare</i> ssp. <i>vulgare</i>	<i>n</i> = 20 ²
<i>Centaurium vulgare</i> ssp. <i>uliginosum</i>	<i>n</i> = 20
<i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>tenuiflorum</i>	<i>n</i> = 20
<i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>acutiflorum</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium tenuiflorum</i> ssp. <i>acutiflorum</i> var. <i>hermanni</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium pulchellum</i>	<i>n</i> = 18 ³
<i>Centaurium majus</i> ssp. <i>rhodense</i>	<i>n</i> = 20
<i>Centaurium majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>majus</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium majus</i> ssp. <i>majus</i> var. <i>suffruticosum</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium minus</i> ssp. <i>minus</i> var. <i>minus</i>	<i>n</i> = 20 ⁴
<i>Centaurium minus</i> ssp. <i>minus</i> var. <i>capitatum</i>	<i>n</i> = 20
<i>Centaurium minus</i> ssp. <i>bernardii</i>	<i>n</i> = 10
<i>Centaurium minus</i> ssp. <i>rumelicum</i>	<i>n</i> = 10

¹ MAUDE 2 *n* = 44.

² WULFF *n* = env. 19, WARBURG *n* = env. 28, BRINK *n* = 19, 20, 21.

³ KHOSHOO *n* = 18, WULFF *n* = env. 19, TARNAVCHI *n* = 21 et WARBURG *n* = env. 17.

⁴ RORK 2 *n* = 42.

2. Les nombres de base sont : pour *Blackstonia* $x = 10$ et pour *Centaurium* $x = 10$ et $x = 11$. Le nombre $n = 18$ pour *Centaurium pulchellum* est selon toute apparence un nombre secondaire.
3. Le caryotype de toutes les espèces est très semblable ; les chromosomes sont petits, à constriction médiane ou submédiane. Dans presque toutes les espèces, il y a une paire de chromosomes un peu plus longs, mais il est pratiquement impossible de comparer les caryogrammes.
4. La méiose est toujours régulière, et nous n'avons observé ni anomalies, ni chromosomes surnuméraires.
5. Chez *Centaurium pulchellum*, il y a une paire de chromosomes très longs à la mitose, et à la méiose un bivalent beaucoup plus grand que les autres, qui se divise avec retard.
6. Nous avons étudié la méiose de deux hybrides à savoir : *Centaurium litardieri* $\times$ *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium tenuiflorum*, et *Centaurium intermedium* $=$ *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium vulgare*. Chez le premier, nous n'avons pas observé d'anomalies de la division aux diacinèses et prométaphases I ; chez le second, la division est irrégulière et nous avons observé jusqu'à 24 chromosomes dont certains sont vraisemblablement des univalents, aux métaphases et anaphases I.
7. Des « races chromosomiques » ont été mises en évidence pour la première fois chez *Blackstonia acuminata* et *B. perfoliata*, ainsi que chez *Centaurium tenuiflorum*, *C. majus* et *C. minus*.
8. Sur la base d'une étude cytologique portant sur plus de 500 populations examinées pour la plupart in situ, nous avons établi la carte de distribution de ces races chromosomiques sur un territoire comprenant la région méditerranéenne (à l'exclusion de sa partie orientale et du Nord des Balkans), la région atlantique et l'Europe centrale (cartes 1 à 11).
9. Dans le genre *Blackstonia*, les *Blackstonia grandiflora* et *imperfoliata* qui sont euméditerranéens ou méditerranéo-atlantiques, ne sont représentés que par des populations diploïdes.
10. Chez *Blackstonia acuminata* et *perfoliata*, les taxons diploïdes d'ailleurs actuellement relictuels, sont euméditerranéens. Les tétraploïdes croissent à la fois en Méditerranée et en Europe centrale.
11. En Italie du sud, le *Blackstonia perfoliata* n'est représenté que par le taxon diploïde (ssp. *intermedia*).
12. Dans le genre *Centaurium*, les *Centaurium spicatum*, *maritimum*, *scilloides* qui sont euméditerranéens ou méditerranéo-atlantiques, ne sont représentés que par des populations diploïdes.

13. Le groupe des *Centaurium barrelieri*, *favargerii* et *gypsicola* diploïdes, euméditerranéens, méditerranéo-atlantiques ou d'Espagne centrale, est représenté en Europe centrale et dans la région atlantique par les *Centaurium vulgare* et *chloodes* tétraploïdes.
14. Chez *Centaurium minus*, les taxons diploïdes d'ailleurs relictuels actuellement comme ceux des *Blackstonia acuminata* et *perfoliata*, sont euméditerranéens. Les tétraploïdes croissent à la fois en Méditerranée et en Europe centrale.
15. En Italie du sud, comme *Blackstonia perfoliata*, *Centaurium tenuiflorum* n'est représenté que par le taxon diploïde, alors que *Centaurium pulchellum* hypotétraploïde ne semble pas s'avancer vers le sud au-delà de la plaine padane.
16. Aussi bien dans le genre *Blackstonia* que dans le genre *Centaurium*, nous avons tenté de rattacher nos races chromosomiques à des taxons précédemment décrits. Des changements de nomenclature ont été proposés. Une espèce, dont l'identification est confuse, a été baptisée à nouveau et redécrite.
17. Sur la base de nos résultats, nous avons esquissé une histoire et une phylogénie des genres *Centaurium* et *Blackstonia*.
18. Les deux genres *Blackstonia* et *Centaurium* ont sans doute existé au Tertiaire inférieur sur l'ancien continent tyrrhénien. Ils s'y sont diversifiés et plusieurs taxons se sont répandus en Méditerranée.
19. Les taxons de *Blackstonia* et de *Centaurium*, qui sont répandus en Europe centrale et du nord, sont tous polyploïdes. Ils ont probablement pris naissance pendant les glaciations et ont pénétré plus ou moins profondément dans l'aire méditerranéenne des diploïdes correspondants lors d'un épisode glaciaire.
20. Plusieurs taxons diploïdes sont actuellement devenus très rares, (*Blackstonia perfoliata* et *acuminata* diploïdes, *Centaurium favargerii*), et seules des prospections minutieuses ont permis de les découvrir. Tout porte à croire qu'ils seront peu à peu éliminés par les polyploïdes correspondants.
21. Dans deux espèces, le taxon polyploïde est exclusivement méditerranéen (*Centaurium majus* et *C. tenuiflorum*).
22. Chez *Centaurium majus*, il existe une vicariance géographique nette entre les taxons diploïdes (Méditerranée occidentale) et tétraploïdes (Méditerranée centrale et orientale).
23. Dans tous les cas de races chromosomiques, les données géographiques et cytologiques sont en faveur d'une origine monotopique des polyploïdes. Seules les races tétraploïdes méditerranéennes de *Centaurium tenuiflorum* pourraient être polytopiques.

24. Une nouvelle classification en sections et sous-sections du genre *Centaurium* basée à la fois sur les travaux de GRISEBACH, RONNIGER, MELDERIS et sur nos propres résultats est proposée.

Zusammenfassung

1. Die folgenden Chromosomenzahlen sind zum erstenmal bestimmt worden, oder weichen von Zählungen anderer Forscher ab. (Siehe französische Zusammenfassung.)
2. Die Grundzahlen sind : für *Blackstonia* $x = 10$ und für *Centaurium* $x = 10$ und $x = 11$. Die Zahl $n = 18$ für *Centaurium pulchellum* ist wahrscheinlich eine Sekundärzahl.
3. Der Karyotyp aller Arten ist sehr ähnlich : die Chromosomen sind klein, mit medianem oder submedianem Centromer. Bei fast allen Arten findet sich ein etwas längeres Chromosomenpaar : es ist aber unmöglich die Karyogramme zu vergleichen.
4. Die Meiose ist immer regelmässig und wir haben weder Missbildungen, noch überzählige Chromosomen beobachtet.
5. Bei *Centaurium pulchellum* gibt es ein sehr langes Chromosomenpaar bei der Mitose : bei der Meiose in den Pollenmutterzellen findet sich ein Bivalent, das viel grösser ist als die anderen und welches sich mit Verspätung teilt.
6. Wir haben die Meiose von zwei Hybriden untersucht : *Centaurium litardieri* = *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium tenuiflorum*, und *Centaurium intermedium* = *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium vulgare*. Beim ersten haben wir keine Missbildung der Kernteilung der Diakinese und der ersten Prometaphase gefunden : beim zweiten ist die Kernteilung unregelmässig und wir haben bis 24 Chromosomen bei den Metaphasen und Anaphasen beobachtet, deren einige wahrscheinlich Univalente darstellen.
7. « Chromosomenrassen » wurden zum erstenmal bei *Blackstonia acuminata* und *Blackstonia perfoliata* so wie bei *Centaurium tenuiflorum*, *C. majus* und *C. minus* gefunden.
8. Auf Grund einer zytologischen Untersuchung von mehr als 500, meistens « in situ » aufmerksam beobachteten Wildpopulationen, haben wir die Karte der Verteilung dieser Chromosomenrassen auf einem Gebiet aufgestellt, das die Gegend des Mittelmeersbeckens (mit Ausnahme seines Ostgebietes und des Nordens der Balkanländer), die atlantische Region und Zentraleuropa umfasst. (Karten 1 bis 11.)
9. In der Gattung *Blackstonia* sind die eumediterranen oder mediterran-atlantischen *Blackstonia grandiflora* und *B. imperfoliata* ausschliesslich durch diploide Populationen vertreten.

10. Bei *Blackstonia acuminata* und *B. perfoliata* sind die, im übrigen zurzeit reliktuellen, diploiden Taxa mediterran. Die tetraploiden Taxa gedeihen sowohl im Mittelmeerraum als in Mitteleuropa.
11. In Süditalien wird *Blackstonia perfoliata* nur durch den diploiden Taxon (ssp. *intermedia*) vertreten.
12. In der Gattung *Centaurium*, sind die eumediterranen oder mediterran-atlantischen *Centaurium spicatum*, *C. maritimum* und *C. scilloides* ausschliesslich durch Populationen vertreten.
13. Die Gruppe der diploiden *Centaurium barrelieri*, *C. favargeri* und *C. gypsicola* ist eumediterran, mediterran-atlantisch oder in Mittelspanien endemisch. Diese Arten werden in Mitteleuropa und im atlantischen Gebiet durch die tetraploiden *Centaurium vulgare* und *C. chloodes* vertreten.
14. Bei *Centaurium minus* sind die diploiden Taxa eumediterran. Sie sind ausserdem zurzeit reliktuell, wie diejenigen der *Blackstonia acuminata* und *B. perfoliata*. Die tetraploiden wachsen gleichzeitig im Mittelmeergebiet und in Zentraleuropa.
15. In Süditalien wird *Centaurium tenuiflorum* (wie *Blackstonia perfoliata*) nur durch den diploiden Taxon vertreten. Jedoch scheint sich das hypotetraploide *Centaurium pulchellum* nicht weiter als in die Po Ebene nach Süden auszubreiten.
16. In der Gattung *Blackstonia* wie in der Gattung *Centaurium* haben wir versucht, unsere Chromosomenrassen den vorher beschriebenen Taxa zuzuteilen. Nomenklaturänderungen wurden vorgeschlagen. Eine Art, deren Identifizierung unklar ist, wurde wiedergetauft und beschrieben.
17. Auf Grund unserer Ergebnisse haben wir mögliche Geschichte und eine Phylogese der Gattungen *Blackstonia* und *Centaurium* entworfen.
18. Die zwei Gattungen *Blackstonia* und *Centaurium* waren ohne Zweifel im älteren Tertiär auf dem ehemaligen tyrrheneischen Kontinent vorhanden. Dort haben sie sich später differenziert und mehrere Taxa haben sich im Mittelmeerraum verbreitet.
19. Die Taxa der Gattungen *Blackstonia* und *Centaurium*, welche sowohl in Mitteleuropa als im Norden verbreitet sind, sind alle polyploid. Sie sind wahrscheinlich während der Eiszeit entstanden und haben sich mehr oder weniger tief in das mittelländische Gebiet, wo die entsprechenden Diploiden heimisch sind, während einer Eiszeit ausgebreitet.
20. Mehrere diploide Taxa (*Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia* und *B. acuminata* ssp. *aestiva* und *Centaurium favargeri*) sind gegenwärtig sehr selten geworden. Nur sorgfältige Beobachtungen haben

uns erlaubt sie zu entdecken. Es scheint höchst wahrscheinlich, dass sie mehr und mehr durch die entsprechenden Polyploiden eliminiert werden.

21. Bei zwei Arten (*Centaurium majus* und *C. tenuiflorum*) wächst der polyploide Taxon ausschliesslich im Mittelmeerraum.
22. Bei *Centaurium majus* gibt es eine geographische Vicarianz zwischen den diploiden (westmittelländischen) und den tetraploiden (zentral- oder ostmittelländischen) Taxon.
23. In allen Fällen wo Chromosomenrassen vorhanden sind, sprechen die geographischen und zytologischen Angaben zugunsten einer monotypen Herkunft der polyploiden Taxa. Nur könnten die tetraploiden mittelländischen Rassen von *Centaurium tenuiflorum* polytop sein.
24. Eine neue Einteilung in Sektionen und Untersektionen der Gattung *Centaurium* wird vorgeschlagen. Sie gründet sich auf die Arbeiten von GRISEBACH, RONNIGER, MELDERIS und auf unsere eigenen Ergebnisse.

Summary

1. The following chromosome numbers have been determined for the first time or are different from those published by other authors. See summary in French.
2. The basis numbers are $x = 10$ for *Blackstonia* and $x = 10$ and $x = 11$ for *Centaurium*. The number $n = 18$ for *Centaurium pulchellum* is apparently a secondary number.
3. The karyotypes of all the species are very similar; the chromosomes are small, with median or submedian constriction. In almost all the species, there is a pair of slightly larger chromosomes, but it is practically impossible to compare the karyograms.
4. Meiosis is always regular, and we have observed neither anomalies nor supernumerary chromosomes.
5. In *Centaurium pulchellum*, there is pair of very long chromosomes in meiosis and, in mitosis, a bivalent chromosome which is much larger than the others and is late in dividing.
6. We have studied the meiosis of two hybrids, viz. *Centaurium litardieri* = *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium tenuiflorum*, and *Centaurium intermedium* = *Centaurium minus* $\times$ *Centaurium vulgare*. In the former, we have not observed any anomalies of division in the diakinesis and prometaphases I; in the latter, division is irregular, and we have observed as many as 24 chromosomes, some of which are probably univalent, in the metaphases and anaphases I.

7. «Chromosome races» have been evidenced for the first time in *Blackstonia acuminata* and *B. perfoliata*, and also in *Centaureum tenuiflorum*, *C. majus* and *C. minus*.
8. On the basis of a cytological study extending to more than 500 populations, mostly examined «in situ», we have drawn a map of the distribution of these chromosome races over a territory including the Mediterranean area (excluding its eastern portion and the northern Balkans), the Atlantic area and Central Europe (maps 1 to 11).
9. In the genus *Blackstonia*, *Blackstonia grandiflora* and *B. imperfoliata*, which are Eumediterranean or Mediterranean-Atlantic, are represented only by diploid populations.
10. In *Blackstonia acuminata* and *B. perfoliata*, the diploid taxa, which as a matter of fact are now vestigial, are Eumediterranean. The tetraploids grow both in the Mediterranean area and in Central Europe.
11. In the South of Italy, *Blackstonia perfoliata* is represented only by the diploid taxon (ssp. *intermedia*).
12. In the genus *Centaureum*, *Centaureum spicatum*, *C. maritimum* and *C. scilloides*, which are Eumediterranean or Mediterranean-Atlantic, are represented only by diploid populations.
13. The group of diploids *Centaureum barrelieri*, *C. favargerii* and *C. gypsicola*, which are Eumediterranean, Mediterranean-Atlantic or Central Spanish, is represented in Central Europe and in the Atlantic area by the tetraploid *Centaureum vulgare* and *C. chloodes*.
14. In *Centaureum minus*, the diploid taxa, which as a matter of fact are now vestigial like those of *Blackstonia acuminata* and *B. perfoliata*, are Eumediterranean. The tetraploids grow both in the Mediterranean area and in Central Europe.
15. In the South of Italy, *Centaureum tenuiflorum*, like *Blackstonia perfoliata*, is represented only by the diploid taxon, whereas the hypotetraploid *Centaureum pulchellum* does not seem to extend southward beyond the plain of the Po.
16. Both in the genus *Blackstonia* and in the genus *Centaureum*, we have tried to relate our chromosome races to taxa that have been previously described. Changes of nomenclature have been suggested. One species, whose identification is uncertain, has been renamed and described afresh.
17. On the basis of our results, we have outlined a history and phylogeny of the genera *Centaureum* and *Blackstonia*.

18. The two genera *Blackstonia* and *Centaurium* doubtless existed on the old Tyrrhenian continent in the Lower Tertiary period. They became diversified there, and several taxons spread over the Mediterranean area.
 19. The taxons of *Blackstonia* and *Centaurium* which have spread into Central and Northern Europe are all polyploids. They probably originated during the glacial period and penetrated more or less deeply into the Mediterranean area of the corresponding diploids at the time of a glacial episode.
 20. Several diploid taxons have now become very scarce (*Blackstonia perfoliata* ssp. *intermedia* and *B. acuminata* ssp. *aestiva*, and *Centaurium favargeri*), and it has been possible to discover them only by undertaking very careful explorations. Everything suggests that they will be gradually eliminated by the corresponding polyploids.
 21. In two species, the polyploid taxon is exclusively Mediterranean (*Centaurium majus* and *C. tenuiflorum*).
 22. In *Centaurium majus*, there is a clear geographical vicariousness between the diploid taxons (western Mediterranean) and the polyploid taxons (central and eastern Mediterranean).
 23. In all the cases of chromosome races, the geographical and cytological data are in favour of a monotypic origin of the polyploids. Only the tetraploid Mediterranean races of *Centaurium tenuiflorum* might be polytopic.
 24. A new classification of the genus *Centaurium* into sections and subsections, based both on the works of GRISEBACH, RONNIGER and MELDERIS and on our own results, is suggested.
-

BIBLIOGRAPHIE

- ADANSON, M. — (1763). Famille des Plantes, II : 502, 503 et 553.
- ADE, A. et RECHINGER, K. H. fil. — (1938). Samothrake. *Feddes Repert. (Beih.)* 100 : 134.
- AITON, W. — (1811). Hortus Kewensis, or a Catalogue of the Plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew. 2, II : 6-7, *London*.
- ALLIONI, C. — (1785). Flora pedemontana sive enumeratio methodica stirpium indigenarum pedemontii. 1 : 99-101, *Taurini*.
- ANCIBURE et PRESTAT. — (1918). Catalogue des plantes de la Région bayonnaise. 41, *Bayonne*.
- ARCANGELI, G. — (1882). Compendio della Flora italiana. 475-476, *Torino, Roma e Firenze*.
- ARENES, J. — (1951). A propos des connexions ibéro-marocaines et sicilo-tunisiennes. *C. R. Soc. Biogéographie*, 241-243 : 67-72, pl. 3.
- AUBOUY, A. — (1884). Florule de Palavas ou catalogue des plantes vasculaires observées aux environs de cette localité. *Rev. Bot.* 3 : 194.
- BAGNOULS, F. et GAUSSEN, H. — (1953). Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 88 : 193-239, 1 carte.
- (1957). Les climats biologiques et leur classification. *Ann. géographique* 335 : 193-220, 8 tabl.
- BALL, J. — (1877). Gentianacées. Spicilegium florae marocanae. *Jour. Linn. Soc. London (Bot.)* 16 : 567-568.
- BARBEY, C. et W. — (1882). Herborisation au Levant. Egypte, Syrie et Méditerranée. 145, *Lausanne*.
- BARRELIER, A. R. P. J. — (1714). Plantae per Galliam, Hispaniam et Italiam observatae, iconibus aeneis exhibitae. Fig. 423, 435 et 436. *Parisiis*.
- BARRY, J. P. — (1960). Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes. *Ann. biol.* 36 : 309-550, 39 fig., pl. 30.
- BATTANDIER, J. A. et TRABUT, L. — (1888). Ancienne Flore d'Alger transformée contenant la description de toutes les plantes signalées jusqu'à ce jour comme spontanées en Algérie. 588-599, *Alger*.
- BAUDIÈRE, A. et EMBERGER, L. — (1959). Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bull. Serv. Carte Phytogéographique série B* 4 : 95-117.
- BAUHIN, G. — (1623). Pinax theatri botanici, sive Index in Theophrasti, Dioscoridis, Plinii et Botanicorum qui a saeculo scripserunt, opera : plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibiturarum nomina cum earundem synonymiis et differentiis methodice secundum earum et genera et species proponens. 278, *Basiliae*.
- BAUMGARTEN, J. C. G. — (1816). Enumeratio Stirpium magno transsylvaniae principatui praeprimis indigenarum in usum nostratum botanophilorum conscripta inque ordinem sexuali naturalem concinnata. I. 171 et 328, *Vindebonae*.
- BAUMGARTNER, N. — (1965). Etude phytosociologique des massifs forestiers du Sahel de Tipasa *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du nord* 56 : 98-164, 26 fig., 5 tabl., 1 carte, tabl. I-IV.

- BEAUVERD, G. et TOPALI, S. P. — (1938). Excursions botaniques en Grèce (Pélon, Eubée et Péloponnèse). *Bull. Soc. Bot. Genève* 28 : 135.
- BECK, G. — (1892). Flora Nieder-Österreich. 2, I : 934, 935, *Wien*.
- BÉRENGER, M. — (1955). Essai d'étude météorologique du bassin méditerranéen. *Mémorial Météo. Nat.* 41 pp., *Paris*.
- BERTOLONI, A. — (1829). Amoenitates Italicae sistentes opuscula ad rem herbariam et zoologiam italiae spectantia. 76-77 et 241, *Bononiae*.
- (1835). Flora Italica sistens plantas in Italia et in Insulis circumstantibus sponte nascentes. II : 641-649 et IV : 308-312, *Bononiae*.
- BIVONA BERNARDI, A. — (1816). Stirpium rariorum minusque cognitarum in Sicilia sponte provenientium descriptiones nonnullis iconibus auctae. Manipulus IV. 17, *Panormi*.
- BOISSIER, E. — (1839-1845). Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837. 2 : 411-414, *Paris*.
- (1859). Diagnoses Plantarum orientalium novarum additis nonnullis europaeis et boreali-africanis. Ser. II. 6 : 121, *Lipsiae et Parisiis*.
- (1879). Flora orientalis. 66-69, *Genevae, Basileae et Lugduni*.
- BOISSIER, E. et REUTER, G. F. — (1852). Pugillus Plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis. 76-77.
- BOLLE, Ch. — (1865). Petit supplément à la flore de l'île d'Ischia. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 12 : 127-128.
- BONNET, Ed. et BARRATTE, G. — (1896). Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie. 286-288, *Paris*.
- BORBAS, V. VON. — (1887). Geographia atque enumeratio plantarum comitatus Castriferrei in Hungaria. 393, *Sabariae*.
- (1894). Zur Specificität von *Chlora* und *Erythraea*. *Bot. Centralbl.* 59 : 161-164.
- BORCKHAUSEN, M. B. — (1796). Über Linne's Gattung *Gentiana*. *Arch.* I. 1 : 29-30.
- BORNMÜLLER, J. — (1894). Nachtrag zu « Florula insulae Thasos ». *Österr. Bot. Zeitschr.* 44 : 212.
- BOULLU, A. — (1877). Compte rendu des herborisations d'Ajaccio. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 34 : sess. extr. LXXXIX.
- BRANDT, J. P. — (1961). Cytotaxinomie et cytogéographie de *Veronica prostrata* L. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 84 : 35-88, 2 fig., 2 diagrammes, 2 cartes.
- BRAUN-BLANQUET, J. — (1952). Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. 1-298, pl. 1-16, *Vaison-la-Romaine*.
- BRAUN-BLANQUET, J. et MAIRE, R. — (1924). Etudes sur la végétation et la flore marocaine. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* 8 : 1-244, pl. 1-10, 1 carte.
- BREBISSE, A. DE. — (1869). Flore de Normandie. 199 et 201-202, *Caen, Paris*.
- BRIQUET, J. et LITARDIÈRE, R. DE. — (1955). Prodrome de la Flore corse. 3 : 40-45, *Genève, Bâle, Lyon et Paris*.
- BROTERO, F. A. — (1804). Flora lusitanica. I : 219, 276-279 et II : 20, *Olisipone*.
- BROWN, R. — (1810). Prodromus florae novae Hollandiae et Insulae van-Diemen, exhibens characteres plantarum quas annis 1802-1805 per oras utriusque insulae collegit et descripsit. 2 : I : 451, *Londini*.

- BUBANI, P. — (1897). Flora pyrenaea per ordines naturales gradatim digesta. 1 : 539-544. *Mediolani*.
- BUTCHER, R. W. and STRUDWICK, F. E. — (1930). Further illustrations of British Plants. 233-237, *Ashford*.
- CAMBESEDES, J. — (1827). Enumeratio plantarum quas in insulis Balearibus collegit. 111-112, *Parisiis*.
- CANDARGY, P. — (1897). Flore de l'Île de Lesbos. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 44 : 458.
— (1898). Flore de l'Île de Lesbos. Plantes plus ou moins communes dans l'Île de Lesbos. *Ibid.* 45 : 190.
- CANDOLLE, A. P. DE. — (1813). Catalogus Plantarum Horti Botanici Monspelienensis, addito Observationum circa species novas aut non satis cognitatas fasciculo. 18, *Monspelii*.
— (1845). Prodromus Systematis naturalis Regni Vegetabilis, sive Enumeratio contracta Ordinum, Generum, specierumque Plantarum hucusque cognitarum juxta Methodi naturalis Normas digesta. 9 : 57-61, 69-70 et 118. Addenda et corrigenda 561, *Paris*.
- CESATI, V., PASSERINI, G. et GIBELLI, G. — (1886). Compendio della Flora italiana. 393-395, tab. LIX, *Milano, Bologna, Firenze, Napoli, Roma e Torino*.
- CHAMISSE, A. DE. — (1815). Adnotationes quaedam ad Floram berolinensem c. s. Kunthii, 9.
- CHERMEZON, H. — (1919). Contribution à la Flore des Asturies. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 66 : 121-128.
— (1920). Aperçu sur la végétation du littoral asturien. *Bull. Soc. Linn. Norm. Ser. 7* 3 : 159-213.
- CHEVALIER, J. — (1935). Herborisations dans une région peu explorée de la Corse. *Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen* 108.
- CHEVALLIER, F. — (1827). Flore générale des Environs de Paris. II : 509. *Paris*.
- CHRISTIANSEN, W. — (1953). Neue Kritische Flora von Schleswig-Holstein. *Rendsburg*.
- CLAPHAM, A. R., TUTIN, T. G. et WARBURG, E. F. — (1952). Flora of the British Isles. 1591 pp., *Cambridge*.
— (1964). Excursion flora of the British Isles. 289-291, *Cambridge*.
- CLUSIUS, C. — (1601). Rariorum plantarum Historia. 315, *Antuerpiae*.
- COMPANYO, L. — (1864). Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales. 462-464, *Perpignan*.
- CONTANDRIOPOULOS, J. — (1962). Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Thèse Montpellier* : 1-354.
- (1964). Contribution à l'étude caryologique des Campanulacées de Grèce. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 111 (5-6) : 223-235. 19 fig., 1 tabl.
- (1966). Contribution à l'étude cytotoxinomique des Campanulacées de Grèce II. *Ibid.* 113 (9) : 453-474, 5 fig., 2 tabl.
- (1967). Contribution à l'étude caryologique des Gesnériacées d'Europe et de leur germination. *Compt. Rend. 91 Congr. Soc. Sav. Rennes (Sci.)* 3 : 271-280, 17 fig.
- CONTANDRIOPOULOS, J. et QUEZEL, P. — (1967). A propos des phénomènes de reviviscence chez *Ramonda nathaliae*. *Compt. Rend. 91 Congr. Soc. Sav. Rennes (Sci.)* 3 : 281-289, pl. A-E.

- CORBIÈRE, L. — (1885). *Erythraea Morieri* sp. n. et les *Erythraea* à fleurs capitées. *Mém. Soc. Nat. Sci. Cherbourg* 25 : 269-276.
- (1891). Excursions botaniques aux environs de Carentan (Manche). *Bull. Soc. Linn. Norm.* 89-90.
- (1894). Nouvelle Flore de Normandie. 391-395, *Caen*.
- COSSON, M. E. — (1873). Note sur la géographie botanique au Maroc. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 29 : 49-61.
- (1885). Note sur la Flore de la Kroumirie centrale, ext. *Ibid.* 32.
- COSSON, E. et GERMAIN DE SAINT-PIERRE. — (1861). Flore des Environs de Paris. 2 : 312 et 316, *Paris*.
- COSTA, A. C. — (1864). Introduccion à la Flora de Cataluna y catàlogo razonado de las Plantas observadas en esta Region. 171, *Barcelona*.
- COSTE, H. J. — (1903). Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des Contrées limitrophes. 2 : 550-554, *Paris*.
- COUTINHO, A. Pereira. — (1939). Flora de Portugal. (plantas vasculares), disposta em Chaves dichotomicas : 573-575, *Lisboa*.
- CROIZAT, L. — (1968). Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique. *Mém. Soc. Broter.* 20 : 1-451.
- CURTIS, W. — (1821). Flora Londinensis or Plates and descriptions of such Plants as grow wild in the environs of London ; with their Places of Growth and Times of Flowering ; their several Names according to Linnaeus and other Authors : with a particular description of each plant in latin and english. IV tab. 22, *London*.
- DARLINGTON, C. D. et WYLLIE, A. P. — (1956). Chromosome atlas of flowering plants. *London*.
- DAVIDOFF, B. — (1915). Une récolte botanique dans la Thrace occidentale. *Trud. balg. prir. Dr.* 8 : 96-98.
- DEBEAUX, M. O. — (1889). Synopsis de la flore de Gibraltar. 133-136, *Paris et Gibraltar*.
- DELARBRE, A. — (1800). Flore de la ci-devant Auvergne, ou recueil des plantes observées sur les Montagnes du Puy-de-Dôme, du Mont-d'Or, du Cantal, etc. 2 : 29, *Riom et Clermont*.
- DESFONTAINES, R. L. — (1798). Flora Atlantica sive Historia Plantarum, quae in Atlante, Agro Tunetano et Algeriensi crescunt. 1 : 326-327, *Paris*.
- (1829). Catalogus Plantarum Horti regii Parisiensis. III, 126, *Paris*.
- DIELS, L. — (1910). Genetische Elemente in der Flora der Alpen *Beibl. Bot. Jahrb.* 102, 44, Heft 4 : 7-46.
- DIEMONT, W. H., SISSINGH, G. et WESTHOFF, V. — (1940). Het Dwergbiezen-Verbond (*Nanocyperion flavescentis*) in Nederland. *Ned. Kruidk. Arch.*, L : 215-284.
- DODOENS, R. — (1583). Stirpium historiae pemptades sex, sive libri XXX. 333, *Antwerpiae*.
- DOMIN, K. — (1933). The Genus *Blackstonia* Huds. with Special Regard to Czechoslovakia. (Summary of the Czech text.) *Bull. intern. acad. ichèque sc., cl. sc., math., nat. et méd.* 34 : 24-28.

- DRUCE, G. C. — (1886). The Flora of Oxfordshire. 196-197, *London*.
 — (1897). The Flora of Berkshire. 340-342, *Oxford*.
 — (1905). Notes on the new edition of Babington's «Manual of British Botany». *Ann. Scott. Nat. Hist.* 53 : 48.
 — (1917). Nomenclatorial notes : Chiefly african and australian. *The botanical society and exchange club of the british isles*. Report for 1916. 612-614.
 — (1919). Plant notes, etc. *Ibid.* Report for 1918. 290-295.
 — (1928). British Plant List. 78, *Arbroath*.
- DUBY, J. E. — (1828). Aug. Pyrami de Candolle Botanicon Gallicum seu Synopsis Plantarum in Flora Gallica descriptorum. 1 : 328, *Paris*.
- DUCOMMUN, J. C. — (1869). Taschenbuch für den Schweizerischen Botaniker. 519-521. *Solothurn*.
- DUFOUR, J.-M. L. — (1860). *Erythraea Barrelieri* Duf. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 7 : 351.
- DULAC, J. — (1867). Flore du département des Hautes-Pyrénées. 452-453, *Paris*.
- DUMORTIER, B. — (1827). *Florula Belgica* 51.
- DURAND, B. — (1963). Le complexe *Mercurialis annua* L. s. l. Une étude biosystématique. 579-736, *Paris*.
- DUVIGNEAUD, P. — (1947). Remarques sur la Végétation des pannes dans les dunes littorales entre La Panne et Dunkerque. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 79 : 123-140.
- EBERLE, G. — (1965). Pflanzen am Mittelmeer, pp. 276, 13 fig. et cartes, 231 photo. en noir, *Frankfurt*.
- EMBERGER, L. — (1930). La végétation de la région méditerranéenne : Essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.* 42 : 641-662 et 705-722.
 — (1933). Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. *Rev. Gén. Bot.* 45 : 1-14.
 — (1942). Un projet d'une classification des climats au point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 77 : 97-124, 4 fig.
 — (1943). Les limites de l'aire de végétation méditerranéenne en France. *Ibid.* 78 : 159-180, 7 fig.
 — (1951). Rapport sur les régions arides et semi-arides de l'Afrique du Nord. *Union Inter. Sc. biologique*. 9. *Série Botanique* 50-61.
 — (1952). Sur le Quotient pluvio-thermique. *C. R. Ac. Sciences* 234 : 2508-2510.
 — (1954). Projet d'une classification biogéographique des climats. Colloques Internationaux du C.N.R.S. : Les divisions écologiques du monde. 5-11, *Paris*.
 — (1955). Une classification biogéographique des climats. *Recueil Trav. Laboratoires Bot., Géol. et Zool. de la Fac. des Sc. de Montpellier, série Botanique* : 3-44.
- EMBERGER, L. et MAIRE, R. — (1927). Gentianacées. *Mém. Soc. Nat. Maroc* 17 : 41.
- ENDLICHER, S. — (1836-1840). Genera plantarum secundum Ordines naturales disposita. 602-603, *Vindobonae*.
- ENGLER, A. und PRANTL, K. — (1897). Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen. IV : 73-74, *Leipzig*.

- FAVARGER, C. — (1949). Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées I. *Bull. Soc. Bot. suisse*, 59 : 62-86.
- (1952). Contribution à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées. II. *Ibid.* 62 : 244-257.
- (1960). Etude cytologique du *Cicendia filiformis* et du *Microcala pusilla* (Gentianacées) *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 107 : 94-98.
- (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. Rübel.*, 32 : 119-146.
- (1962). L'évolution parallèle du caryotype. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, 25 (3-4) : 277-285.
- (1962). Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. *Ibid.* 25 : 397-410.
- (1963). Der zytologische Aspekt der intraspezifischen Differenzierung. *Planta medica* 11 (3) : 268-277.
- (1964). Cytotaxinomie et endémisme. *C. R. Soc. Biogéogr.* 357 : 23-44.
- (1964). Recherches cytotaxinomiques sur quelques *Erysimum*. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 74 : 5-40, 16 fig., 2 tabl.
- (1965). Sur quelques *Erysimum* de la flore française. *Monde Pl.* 348 : 1-16.
- (1965). Notes de caryologie alpine IV. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 88 : 5-60.
- (1969). Le rôle d'un jardin botanique dans les recherches de cytotaxinomie. *Boissiera* 14 : 99-108, pl. 15-16.
- (1969). L'endémisme en géographie botanique. *Scientia*, 104 : 1-14.
- FAVARGER, C. et CONTANDRIOPOULOS, J. — (1961). Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 71 : 384-408.
- FAVARGER, C. et KÜPFER, Ph. — (1968). Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. *Collect. Bot. (Barcelona)* 7, 1, 16 : 325-352, 35 fig., 2 tabl.
- FAVARGER, C. et KÜPFER, Ph. — (1970). Monotopisme ou polytopisme ; le cas du *Viola parvula*. *Bull. Soc. broter.* (à l'impression).
- FERNALD, M. L. — (1950). Gray's Manual of Botany : 1156-1157.
- FERNANDES, R. — (1965). Duas variedades novas de *Centaurium spicatum* (L.) Fritsch. *Bol. Soc. Brot.* 31 : 15-29, 2 fig., 1 tabl., pl. 1-9.
- FIORI, A. — (1926). Nuova Flora analitica d'Italia., 261-263, Firenze.
- (1935). Piante raccolte nelle isole dell'Egeo dal Dott. Giuseppe Jannone Ladispoto. *Nuovo Gior. Bot. Ital.* 42 : 243.
- (1938). Piante raccolte nelle Isole Italiane dell'Egeo. Secondo contributo. *Ibid.* 45 : 135.
- FIORI, A. et PAOLETTI, G. (1902). Flora analitica d'Italia. 357-359, Padova.
- FONT QUER, P. et ROTHMALER, W. — (1940). Algunas rectificaciones a la nomenclatura de generos ibero-mauritanicos *Brotéria Ser. Cienc. Nat.* 9 (36) : 149-151.
- FORSYTH MAJOR, C.-J. et BARBEY, W. — (1894). Kasos. *Bull. Herb. Boiss.* 2 : 338.
- FOUCAUD, M. J. — (1900). Additions à la flore de Corse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 47 : 94.
- FOURNIER, P. — (1961). Les quatre flores de la France, Corse comprise. 854-856, Paris.
- FREIJSEN, A. H. J. — (1967). A field study on the ecology of *Centaurium vulgare* Rafn. 120 pp., Tilburg.

- FREYN, J. — (1877). Die Flora von Süd-Istrien. 140-141, *Wien*.
- FRIES, E. M. — (1814). Novitiae Florae Svecicae, part. II. 29-31, *Lundae*.
— (1817). Flora hallandica. 45, *Lundae*.
- FRITSCH, K. — (1909). Exkursionsflora für Österreich (mit Ausschluss von Galizien, Bukowina und Dalmatien). 2 : 479-480, *Wien*.
- FURON, R. — (1958). Causes de la répartition des êtres vivants. Paléogéographie, Biogéographie dynamique. Collection Evolution des Sciences, 10. 167 pp., 15 fig. et cartes, *Paris*.
— (1959). La Paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. 405 pp., 76 fig., pl. 1-12, *Paris*.
- GANDOGER, M. — (1917). Quatrième voyage botanique en Crète (1917). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 64 : 112, 119.
— (1920). Florule de Syra (Grèce), d'après les récoltes faites par les frères Octave et Denis. *Ibid.* 67 : 281.
- GARSALT, F. A. DE. — (1767). Traité des Plantes et Animaux d'usage en Médecine, décrits dans la Matière Médicale de M. Geoffroy, Médecin, II : 137, pl. 206.
- GAUDIN, J. F. A. T. G. P. — (1828). Flora Helvetica sive Historia Stirpium hucusque cognitarum in Helvetia et in Tractibus conterminis aut sponte nascentium aut in Hominis Animaliumque Usus vulgo cultarum continuata. 2 : 135-137 et 3 : 17-18, *Turici*.
- GAUSSEN, H. et BAGNOULS, F. — (1952). L'indice xérothermique. *Bull. Ass. Géographes français* 222-223 : 10-16.
- GAUTIER, G. — (1897). Catalogue raisonné de la Flore des Pyrénées-Orientales. 308-309, *Perpignan*.
- GILIBERT, J. E. — (1781). Flora lituanica inchoata seu Enumeratio plantarum quas circa Grodnam collegit. I : 35, *Grodnae*.
— (1785). Flora lituanica inchoata, seu Enumeratio plantarum quas circa Grodnam Collegit et determinavit. 20.
- GILLNER, V. — (1960). Vegetations- und Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der Schwedischen Westküste. *Acta Phytogeogr. Suec.* 43 : 1.
- GILMOUR, J. S. L. — (1937). Notes on the Genus *Centaurium*. *Kew Bull.* 10 : 497-502.
- GODWIN, H. — (1956). The History of the British Flora. 1-384, *Cambridge*.
- GOUAN, A. — (1765). Flora monspeliaca, sistens plantas no 1850 ad sua genera relatas, et hybrida methodo digestas ; adjectis nominibus specificis, trivialibusque, synonymis selectis, habitationibus plurium in agro Monspe-liensi nuper detectarum, et earum quae in usus medicos veniunt nominibus pharmaceuticis, virtutibusque probatissimis. 35-36 et 473, *Lugduni*.
- GRANDE, L. — (1924). Note di floristica. *Nuov. Giorn. Bot. It. Nuov. Ser.* 31 : 133.
- GRENIER, M. et GODRON, D. A. — (1850). Flore de France ou Description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse. 483-488, *Paris et Besançon*.
- GRISEBACH, A. H. R. — (1839). Genera et species Gentianearum adjectis observationibus quibusdam phytogeographicis 116-125. *Stuttgartiae et Tubingae*.

- GUÉPIN, J.-P. — (1845). Flore de Maine et Loire. 3 : 168-170, *Angers, Paris*.
- GUILLAUME, A. — (1957). La flore méditerranéenne en France. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 104 : 1-15.
- GUSSONE, J. — (1827). Florae Siculae Prodromus, sive Plantarum in Sicilia ulteriori nascentium. 1 : 282-285 et 460-461, *Neapoli*.
- (1842). Florae Siculae Synopsis exhibens Plantas vasculares in Sicilia Insulisque adjacentibus hucusque detectas. 1 : 281-284 et 445, *Neapoli*.
- (1844). Florae Siculae Synopsis exhibens Plantas vasculares in Sicilia Insulisque adjacentibus hucusque detectas. 2, 2 : 819, *Neapoli*.
- (1854). Enumeratio plantarum vascularium in insula inarime sponte provenientium vel oeconomico usu passim cultarum. 208-209, *Neapoli*.
- GYSERGER, H. — (1904). Herborisations en Corse (21 mai-13 juin 1903). *Rev. Bot. Syst.* II : 112.
- HALACSY, E. VON. — (1902). Conspectus Florae Graecae. 2 : 296-299, *Lipsiae*.
- HALLER, A. — (1742). Enumeratio Methodica Stirpium Helvetiae indigenarum. 473-475 et 480, *Gotttingae*.
- HAMILTON DAVEY, F. — (1909). Flora of Cornwall. 294-297, *Penryn*.
- HAUSSKNECHT, C. — (1895). Symbolae ad floram graecam. *Mitt. Thür. Bot. Ver.* 8 : 43-44.
- HAYEK, A. VON. — (1911-1914). Flora von Steiermark. 329-332, *Berlin*.
- (1928). Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. 1 : II : 413-416 et 425, *Berlin*.
- HEGETSCHWEILER, J. — (1840). Flora der Schweiz. 202-203, *Zürich*.
- HEGL, G. — (1927). Illustrierte Flora von Mittel-Europa. V, 3 : 1968-1973, *München*.
- HILL, J. — (1756). The British Herbal: an History of plants and trees, natives of Britain, cultivated for use, or raised for beauty. 62-63, *London*.
- HOFFMANNSEGG, J. C. et LINK, H. F. — (1809). Flore Portugaise ou description de toutes les plantes qui croissent naturellement au Portugal. I : 348-359, *Berlin*.
- HOOKE, W. J. — (1836). Account of a botanical excursion into Brittany in a letter addressed to the editor by J. Woods. Companion to the Botanical Magazine. II : 274-275, *London*.
- (1838). On the *Erythraea diffusa*, Woods (*Gentiana scilloïdes*, Linn. fil.). *Ann. Magazine Nat. History* 1 : 437, tab. 16.
- HOOKE, J. D. — (1870). The Student's Flora of the British Islands. 1 : 241, *London*.
- HRISHI, N. J. et MUNTZING, A. — (1960). Structural heterozygosity in secale kuprikanovii. *Hereditas* 46 : 745-752.
- HUDSON, W. — (1762). Flora Anglica. I, 146, *London*.
- HULTEN, E. — (1950). Atlas över växternas utbredning i Norden, pl. 1412-1416. *Stockholm*.
- HUYNH, K.-L. — (1966). Cinq espèces d'*Impatiens* au pollen insolite. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 8, 3 : 455-460, 5 fig.
- (1968). Morphologie du pollen des Tropaeolacées et des Balsaminacées. I. *Grana Palynologica* 8, 1 : 88-184, 6 fig., 2 tabl., pl. 1-13.
- HYLANDER, N. — (1945). Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. 258, *Uppsala*.

- ILLARIO, T. — (1938). Revisione critica delle specie e varietà di piante vascolari stabilite da Domenico Viviani (1772-1840). *Arch. bot.* 14: 130.
- JAHANDIEZ, E. et MAIRE, R. — (1934). Catalogue des Plantes du Maroc (spermatophytes et ptéridophytes). 576-578, *Alger*.
- JANCHEN, E. — (1920). Vorarbeiten zu einer Flora der Umgebung von Skodra in Nord-Albanien. *Österr. Bot. Zeitschr.* 69: 230-232.
- (1958). Catalogus Florae austriacae. Pteridophyten und Anthophyten. 561, *Wien*.
- JAVORKA, S. — (1925). Magyar Flora (Flora hungarica). 3: 821-823, *Budapest*.
- JONKER, F. P. — (1950). Revisie van de Nederlandse *Gentianaceae*: I. *Centaurium* Hill. *Nederl. Kruidk. Arch.* 57: 170-198, 3 fig.
- JUSSIEU, A. L. DE. — (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. 141-142, *Parisiis*.
- KHOSHOO, T. N. et KHUSHU, C. L. — (1966). Biosystematics of indian plants. II. The Problem of *Centaurium pulchellum* Complex. *Proc. Ind. Acad. Sci., B.* 63: 152-160, 7 fig., 1 tabl., pl. 3.
- KNOCHE, H. — (1922). Flora Balearica, étude phytogéographique sur les Iles Baléares. II: 281-290, *Montpellier*.
- KOCH, W. D. J. — (1844). Synopsis Florae Germanicae et Helveticae, exhibens stirpes phanerogamas et vasculares cryptogamas rite cognitae, quae in Germania, Helvetia, Borussia et Istria sponte crescunt atque in hominum usum copiosius coluntur. 2: II, 558 et 566-567, *Lipsiae*.
- KOCH, W. D. J. et ZIZ, J. B. — (1814). Catalogus Plantarum quas in Ditione Florae Palatinatus legerunt. 20, *Moguntiae*.
- KUNTH, C. S. — (1813). Flora berolinensis sive enumeratio vegetabilium circa Berolinum sponte crescentium. I: 64-65, *Berolini*.
- KUNTZE, O. — (1891). Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum. 1: 430, *Leipzig, London, Milano, New York, Paris*.
- KUNZ, H. VON. — (1960). Kleine kritische Beiträge zur Flora von Basel und Umgebung I. *Blackstonia acuminata* (Koch et Ziz) Domin und *B. perfoliata* (L.) Hudson. *Bauhinia* 1: 163-166.
- LAMARCK, M. DE. — (1791). Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. 1: 486-487 et (1793) 2: 414 et 434, *Paris*.
- LANGE, J. — (1860). Pugillus plantarum imprimis hispanicarum, quas in itinere 1851-1852 legit. 164-166, *Hafniae*.
- LAZARO E IBIZA, B. — (1907). Compendio de la Flora Española. 2: 593-595.
- LEDEBOUR, C.F. — (1829). Flora altaica. 219-220, *Berolini*.
- (1847). Flora Rossica sive enumeratio plantarum in totius imperii rossici provinciis europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatarum. III: 49-52, *Stuttgartiae*.
- LE JOLIS, A. F. — (1896). Quel nom doit porter le *Erythraea diffusa* Woods? *Mém. Soc. Nat. Sci. Cherbourg* 30: 55-70.
- LEMEÉ, A. — (1931). Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plantes phanérogames, III: 9.

- LEVEILLE, H. — (1906). Tableau analytique de la flore française ou Flore de poche de la France. 336-338, *Paris*.
- LINDBERG, H. — (1932). *Gentianaceae*. Itinera mediterranea. *Acta Soc. Sci. Fenn.* 1 : 118-120.
- LINNE, C. VON — (1737). Hortus Cliffortianus plantas exhibens quas in Hortis tam vivis quam siccis harte campi in Hollandia coluit vir nobilissimus et generosissimus Georgius Clifford juris utriusque doctor, reductis varietatibus ad species, speciebus ad genera, generibus ad classes, adjectis Locis Plantarum natalibus differentiisque specierum. Cum tabulis aeneis. 81 et 496, *Amstelaedami*.
- (1753). Species Plantarum exhibentes Plantas rite cognitatas. I, 1 : 229-230 et 232, *Holmiae*.
- (1767). Systema Naturae per Regna tria Naturae. XII, 2 : 200 et 267, *Holmiae*.
- fil. (1781) Supplementum Plantarum systematis vegetabilium. 218.
- LITARDIÈRE, R. DE — (1942). *Centaurium umbellatum* Gilib. var. *transiens* (Witt.) Ronn. in litt. *Bull. Soc. linn. Lyon* 11 : 85.
- (1948). Nouvelles contributions à l'étude de la flore de la Corse. *Candollea*, fasc. 7, 11 : 213.
- LLOYD, J. — (1897). Flore de l'Ouest de la France. 5 : 224-227, *Nantes*.
- LOISELEUR-DESLONGCHAMPS, J. L. A. — (1810). Notice sur les plantes à ajouter à la Flore de France (Flora Gallica) avec quelques corrections et observations. 62, *Paris*.
- (1828). Flora Gallica, seu Enumeratio Plantarum in Gallia sponte nascentium. II, 1 : 274, *Paris*.
- LÖVE, A. et LÖVE, D. — (1961). Chromosome numbers of central and north-west european plant species. *Op. Bot. Lund.* 5 : 581, *Stockholm*.
- (1961). Some nomenclatural changes in the European Flora. *Botan. Notis.* 114 : 33-47.
- LUTZ, M. L. — (1901). Additions à la flore de Corse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 48 : 55.
- (1901). Rapports sur diverses herborisations de la Société au cours de la session de Corse. *Ibid.* 48 : sess. extr. CXXXVII.
- MABILLE, P. — (1869). Recherches sur les plantes de la Corse. II : 45-46, *Paris*.
- MAGNOL, P. — (1676). Botanicum monspeliense sive plantarum circa Monspe-
lium nascentium. 57-58, *Lugduni*.
- MAIRE, R. — (1921). Contribution à l'étude de la végétation et de la flore de l'île de Skyros. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 68 : 71.
- (1924). Etudes sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas marocains. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* 7 : 1-220, pl. 1-16.
- (1924). Gentianacées. *Ibid.* 7 : 189.
- (1933). Etude sur la Flore et la Végétation du Sahara central. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* N° 3 : 168-169.
- (1943). Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 34, fasc. 33 : 184.
- MAIRE, R. et PETITMENGIN, M. (1908). Etude des Plantes Vasculaires récoltées en Grèce (1906). 151-152, *Nancy*.
- MALINVAUD, E. — (1896). Quel nom doit porter le *Erythraea diffusa* Woods ? par Aug. Le Jolis (*Mém. Soc. Nat. Sci. Cherbourg*, t. XXV, 1896). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 43 : 423-424.

- MALY, J. K. — (1868). Flora von Steiermark 121 et 123, *Wien*.
- MALY, K. — (1908). Beiträge zur Kenntnis der illyrischen Flora. (Adatok az illyrikus Flora ismeretéhez). *Magyar Bot. Lapok* 7 : 225-226.
- MARES, P. et VIGINEIX, G. (1880). Catalogue raisonné des Plantes vasculaires des Îles Baléares. 186-188, *Paris*.
- MARIZ, J. DE. — (1899). Subsídios para o estudo da flora portueza. Primulaceas e Gencianaceas, *Bol. Soc. Brot.* 16 : 181-195.
- MASCLANS I GIRVES, F. — (1966). Flora del Segria i l'Urgell, a la Plana occidental catalana. 140-141, *Barcelona*.
- MATTHEWS, J. R. — (1937). Geographical Relationships of the British Flora. *J. Ecol.* 25 : 1-90.
- (1955). Origin and Distribution of the British Flora. 1-176, *London*.
- MAUDE, P. F. — (1940). Chromosome numbers in some British Plants. *New Phytol.* 39 : 17-32, 10 fig.
- MELDERIS, A. — (1931). Genetical and Taxonomical Studies in the Genus *Erythraea* Rich. *Acta Horti Bot. Univ. Latv.* 6 : 123-156, 4 fig.
- MERAT, F. V. — (1812). Nouvelle Flore des Environs de Paris. 90-91 et 148, *Paris*.
- MERINO, B. — (1906). Flora descriptiva e ilustrada de Galicia. 2 : 14-24, *Santiago*.
- MESQUITA RODRIGUES, J. E. DE. — (1953). Contribuição para o conhecimento cariológico das halófitas e psamófitas litorais. 110, *Coimbra*.
- MODESTO, L. P. — (1946). Estudios sobre la flora y la vegetación de las sierras Tejada y Almiñara. *An. Jard. Bot. Madrid* 2 : 330-331.
- MOENCH, C. — (1794). Methodus Plantas Horti Botanici et Agri Marburgensis. *Marburgi*.
- MONNIER, P. — (1962). Biogéographie et micro-évolution chez *Spergularia marginata* dans le bassin méditerranéen occidental, Afrique du Nord notamment. *Rev. Cytol. et Biol. végét.* XXV : 325-335, 3 fig.
- MOOR, M. — (1936). Zur Soziologie der *Isoetalia*. 148, *Berne*.
- MORIS, G. G. — (1858). Flora Sardoia, seu Historia Plantarum in Sardinia et adjacentibus Insulis vel sponte nascentium vel ad Utilitatem latius excultarum. 74-85, *Taurini*.
- MUNBY, G. — (1866). Catalogus Plantarum in Algeria sponte nascentium. 2 : 23, *Londini*.
- MÜNCH — (1858). Bemerkungen über einige Gentianeen. *Österr. Bot. Zeitschr.* 8 : 355-357.
- MURBECK, S. — (1891). Beiträge zur Kenntnis der Flora von Südbosnien und Hercegovina. Gentianacées, *Chlora serotina*. 27 : 89.
- (1898). Contributions à la connaissance de la Flore du Nord-Ouest de l'Afrique. 2 : 3-4, *Lund*.
- MURMANN, O. A. — (1874). Beiträge zur Pflanzengeographie der Steiermark mit besonderer Berücksichtigung der Glumaceen. 124, *Wien*.
- MURRAY, A. — (1770). Prodromus designationis Stirpium Gottingensium. 48, *Gottingae*.

- MUTEL, A. — (1848). Flore du Dauphiné ou description succincte des plantes croissant naturellement en Dauphiné ou cultivées pour l'usage de l'homme et des animaux avec l'analyse des genres et leur tableau d'après le système de Linné. 2 : 426 et 431, *Grenoble*.
- NECKER, J. DE. — (1790). Elementa botanica II : 10, *Neowedae*.
- NEGRE, R. — (1956). Recherches phytosociologiques sur le Sedd-el Messjoum. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, série B. Rabat 1956* : 1-190, 44 fig., 33 tabl., pl. 2.
- (1959). Recherches phytogéographiques sur l'étage de végétation méditerranéen aride (sous-étage chaud) au Maroc occidental. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, série B. Rabat 1959* 13 : 2 fasc., I testes, II cartes, 60 fig., 4 tabl., 19 cartes, pl. 4.
- NEILREICH, A. — (1859). Flora von Nieder-Österreich. 2 : 473 et 480-481, *Wien*.
- (1866). Aufzählung der in Ungarn und Slavonien bisher beobachteten Gefäßspflanzen nebst einer Pflanzengeographischen Übersicht. 159, *Wien*.
- NILSSON, S. — (1964). On the pollen morphology in *Lomatogonium*. *Grana Palynologica* 5, 3 : 298-329, 1 fig., pl. 1-11.
- NYMAN, C. F. — (1854). Sylloge Florae Europaeae Oerebroae. 110-111, *Örebro*.
- (1881). Conspectus Florae Europaeae. 219 et 501-502, *Örebro*.
- OBERDORFER, E. — (1962). Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süd-deutschland und die angrenzenden Gebiete. 700-701, *Stuttgart*.
- PALLAS, P. S. — (1789). Flora rossica seu stirpium imperii rossici per Europam et Asiam indigenarum descriptiones. 222, *Francofurti et Lipsiae*.
- PAMPANINI, R. — (1925). Contributo alla conoscenza della flora dell'Isola di Rodi. *Bull. Soc. Bot. Ital.* 143.
- PASSARGE, H. — (1964). Die Pflanzengesellschaften des norddeutschen Flachlandes I. Reihe Pflanzensoziologie. 13, *Jena*.
- PAU, C. — (1895). Notas botanicas à la Flora española. 78-79, *Segorbe*.
- (1916). *Centaurium cymosum* (Webb) Pau. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 16 : 143.
- (1921). Notas sueltas sobre la Flora matritense. *Bol. Soc. Ibér. Ci. Nat.* 20 : 178-179.
- (1922). Nueva contribución al estudio de la Flora de Granada. *Mem. Mus. Ci. Nat. Barcelona (Bot.)* I, 1 : 56-57.
- (1924). Plantas del norte de Yebala (Marruecos). Gencianaceas. *Mem. Soc. Esp. Hist. Nat.* 12 : 361.
- (1925). Contribución a la Flora española, Plantas de Almeria. *Mem. Mus. Ci. Nat. Barcelona (Bot.)* I, 3 : 23.
- PAUQUY, Ch. — (1831). Statistique Botanique ou Flore du Département de la Somme et des Environs de Paris. 260-261, *Amiens*.
- PERSOON, C. H. — (1805). Synopsis plantarum seu enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. 1 : 283 et 418, *Parisiis et Tubingae*.
- PETIT, E. — (1884-1885). Additamenta catalogi Plantar. vascul. indig. corsicarum edit. M. de Marsilly auctore. *Botanisk Tidsskrift* 247.
- PIGNATTI, S. — (1963). Über die Beziehungen zwischen italienischen und iberischen Arten der Gattung *Limonium* (Plumbaginaceae) (Proc. of second Flora europaea Sympos. Genova 21-28 May 1961). *Webbia* 18 : 73-93.

- PIPER, Ch. V. — (1906) Contributions from the United States National Herbarium. XI: 449-450, *Washington*.
- PITARD, C.-J. — (1924). Contribution à l'étude de la végétation du Maroc désertique et du Maroc central. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc* 8: 245-278.
- POIRET, J. L. M. — (1789). Voyage en Barbarie. Seconde Partie. 158.
- POLLINI, C. — (1816). Viaggio al lago di Garda e al monte Baldo in cui si ragiona delle cose naturali di quei luoghi aggiuntovi un cenno sulle curiosità del bolca e degli altri monti veronesi. 16, *Verona*.
- POSPICHAL, E. — (1899). Flora des österreichischen Küstenlandes. 2: 472-476, *Leipzig und Wien*.
- POTTIER-ALAPETITE, G. — (1943). Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne, *Tunis*.
- PUEL, M. T. — (1860). Note sur l'herbier de feu M. Chaubard. *Erythraea scilloides* Chaubard mss. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 7: 502.
- QUEZEL, P. — (1956). Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord* 1, nouvelle série.
- RAFN, C. G. — (1800). Danmarks og Holsteens Flora. II: 73-77, *Kjöbenhavn*.
- RAUNKIAER, C. — (1942). Dansk Ekskursions-Flora. 236, *Köbenhavn*.
- RAY, J. — (1724). Synopsis methodica stirpium britannicarum, in qua tum notae generum characteristicae traduntur, tum species singulae breviter describuntur: ducentae quinquaginta plus minus novae species partim suis locis inseruntur partim in appendice seorsim exhibentur; cum indice et virium epitome. III, 286, *Londini*.
- RAYNAL, A. — (1965). Un nouveau genre africain *Oreonesion* A. Rayn. (Gentianaceae). *Adansonia* 5: Fasc. II 271-275.
- RECHINGER, K. H. fil. — (1929). Beitrag zur Kenntnis der Flora der ägäischen Inseln und Ost-Griechenlands. *Ann. Naturh. Mus. (Wien)*. 43: 321-322.
- (1936). Ergebnisse einer botanischen Sommerreise nach dem Ägäischen Archipel und Ostgriechenland. *Beih. Bot. Centr.* 54 B: 649.
- (1943). Flora aegaea, Flora der Inseln und Halbinseln des ägäischen Meeres. 555-558, *Wien*.
- REICHENBACH, H. G. L. — (1825). Iconographia Botanica, seu Plantae Criticae icones plantarum rariorum et minus rite cognitarum, florum europaeae, iconographia et supplementum, imprimis ad opera Willdenowii, Schkuhrii, Persoonii, Roemerii et Schultesii, delinatae, et cum commentario succinto editae. 1: 72-74 et 3: 5-7, pl. 206-209, *Lipsiae*.
- (1830). Flora germanica excursoria. 421-423, *Lipsiae*.
- RENEALME, P. DE. — (1611). Specimen historiae plantarum. 77-81, pl. 76, *Parisiis*.
- REUSS, G. — (1853). Kvetna Slovenska. 288 et 291-292.
- RICHARD, A. — (1833). Nouveaux éléments de Botanique. 5: 136, *Paris*.
- RIKLI, M. et RÜBEL, E. — (1923). Über Flora und Vegetation von Kreta und Griechenland. *Viert. Naturf. Ges. Zürich* 68: 134.
- ROBYNS, A. — (1954). Essai d'étude systématique et écologique des *Centaureum* de Belgique. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 24: 349-398, 8 fig., 1 tabl., pl. 8-11.

- (1955). Morphologie en morphogenese van het bloemapparaat bij *Centaurium minus* Gars. en *C. vulgare* Rafn. 1-85, 188 fig., *Brussel*.
- (1956). Le genre *Blackstonia* en Belgique, au Grand-Duché de Luxembourg et aux Pays-Bas. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 26 : 353-368, 3 fig.
- ROEMER, J. J. et SCHULTES, J. A. — (1819). Caroli a Linné equitis Systema Vegetabilium secundum classes, ordines, genera, species. 4 : 166-173, *Stuttgartiae*.
- RONNIGER, K. — (1916). *Centaurium (Erythraea)*. *Mitt. Naturw. Ver. Steierm.* 52 : 312-321.
- RORK, C. L. — (1949). Cytological studies in the Gentianaceae. *Amer. Journ. Bot.* 36 : 687-701, 1 fig., 1 tabl.
- ROTH, A. G. — (1789). Tentamen Florae germanicae. II : 287-289 et 439-440, *Lipsiae*.
- ROTHMALER, W. — (1963). Exkursionsflora von Deutschland IV, kritischer Ergänzungsband Gefäßpflanzen. *Berlin*.
- ROUY, M. G. — (1887). Plantes de Gibraltar et d'Algeciras. (Récoltes de M. E. Reverchon en 1887). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 34 : 444-445.
- ROUY, G., FOUCAUD, J., CAMUS, E.-G. et BOULAY, N. — (1908). Flore de France. 10 : 236-247, *Asnières, Paris et Rochefort*.
- SADLER, J. — (1840). Flora comitatus pesthinensis. 98-99 et 166, *Pesthini*.
- SAINT-LAGER. — (1883). Catalogue des plantes vasculaires de la flore du Bassin du Rhône. 540-542, *Lyon, Genève, Bâle*.
- SALISBURY, E. — (1952). Downs and Dunes. 58-59, fig. 14, *London*.
- SALISBURY, R. A. — (1796). Prodromus Stirpium in horto ad Chapel Allerton vigentium. 137.
- SAMPAIO, G. — (1913). Lista das espécies representadas no Herbario Português. 105-106, *Porto*.
- (1947). Manual da Flora portuguesa II : 461, *Porto*.
- SAUVAGE, Ch. — (1961). Recherches géobotaniques sur les Subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sci. Chérifien, série B. Rabat* 1961 21 : 462, 14 photos, 92 tabl., 10 cartes, 3 diagrammes.
- (1962). Coefficient pluviothermique d'Emberger, sa signification et son utilisation au Maroc. *C. R. Séanc. mens. Soc. Nat. Phys. Maroc*, 28 (5-6) : 101-102.
- SAVIDGE, J. P., HEYWOOD, V. H. and GORDON, V. — (1963). Travis's Flora of South Lancashire. 251-253, *Liverpool*.
- SCHARFETTER, R. — (1953). Biographien von Pflanzensippen, *Wien*.
- SCHILLER. — (1864). *Chlora perfoliata*. *Österr. Bot. Zeitschr.* 14 : 386.
- SCHINZ, H. et KELLER, R. — (1900). Flora der Schweiz. 396-397, *Zürich*.
- SCHINZ, H. et THELLUNG, A. — (1907). Beiträge zur Kenntniss der Schweizerflora. *Bull. Herb. Boiss.* 2^e série 7 : 335.
- SCHLECHTENDAL, D. F. L. DE. — (1823). Flora berolinensis. I : 130-132, *Berolini*.
- SCHMID, G. — (1920). *Centaurium pulchellum* (Druce) Sw. auf Bittersalzboden. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 38 : 58-68, 1 fig.
- SCHMIDT, F. W. — (1793). Flora Boëmica inchoata. 31-34, *Pragae*.
- (1796). Kritische Betrachtung der Enzianen. *Arch.* I, 1 : 3-23.

- SCHMIDT, G. L. E. — (1832). Einige Bemerkungen über das Genus *Erythraea*. *Linnaea* 467-484, tab. 12-13.
- SCHOTT, H. W. — (1818). *Isis*, 121.
- SCHRADER, H. A. — (1794). *Spicilegium Florae germanicae*. I, 24, *Hannoverae*.
- SCHULTES, J. A. — (1814). Österreichs Flora. 2: I 388-389-589-597, *Wien*.
- SCHULZ, A. — (1913). Über das Vorkommen von *Erythraea litoralis* Fr. bei Frankenhausen. *Mitt. Thür. Bot. Ver.* 30: 42-43.
- (1918). Über das Vorkommen von Halophyten in Mitteldeutschland auf Kochsalzfreiem Boden. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 36: 410-413.
- SCHWARZ, O. — (1949). Beiträge zur Nomenklatur und Systematik der mitteleuropäischen Flora. *Mitt. Thür. Bot. Ges.* I: 111.
- SEGUIERIO, J. F. — (1745). Plantae veronenses seu stirpium quae in agro veronensi reperiuntur methodica Synopsis. 200-203, *Veronae*.
- (1754). Plantarum quae in agro veronensi reperiuntur supplementum. 109, *Veronae*.
- SENAY, P. — (1943). Qu'est-ce que l'*Erythraea tenuiflora*? *Bull. Soc. Bot. Fr.* 90: 181-188.
- SENNEN, E. M. — (1911). Plantes d'Espagne: Notes et Diagnoses. *Bull. Géogr. Bot.* 21: 117.
- (1930). Plantes d'Espagne et du Maroc de 1928 à 1935. Diagnoses des nouveautés parues dans les exsiccata. *Bol. Soc. Ibérica Ci. Nat.* 29: 40-41.
- SERVANT, J. et SERVAT, E. — (1966). Introduction à l'étude des sols salés littoraux du Languedoc-Roussillon. *Ann. agron.* 17 (I): 53-73, 8 fig., 5 tabl.
- SEUBERT, M. — (1844). Flora Azorica, quam ex Collectionibus Schedisque Hochstetteri Patris et Filii elaboravit. 36, *Bonnae*.
- SEUBERT, M. et HOCHSTETTER, C. F. — (1843). Übersicht der Flora der azorischen Inseln. *Arch. Naturgesch. (Erichsen)*. 9, I: 12.
- SIBTHORP, J. et SMITH, J. E. — (1813). Flora Graeca. 2, III: 32, *Londini*.
- SMITH, J. Ed. — (1804). Flora Britannica. I: 257-259 et 413-414, *Turici*.
- SOLLNER, R. — (1954). Recherches cytotoxinomiques sur le genre *Cerastium*. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 64: 221-354.
- SOO, R. — (1966). Species et combinationes novae florae Europaeae praecipue Hungariae IV. *Acta Botan. Acad. Sci. Hung.* 12: 111-124.
- SPENNER, F. C. L. — (1825). Flora friburgensis et regionum proxime adjacentium. 439, 443-445 et 1076, *Friburgi*.
- SPRENGEL, C. — (1808). Historia rei herbariae. I: 414 et II: 111, 183, 203-204, 251, 277 et 442, *Parisiis et Argentorati*.
- STEBBINS, G. L. — (1950). Variation and Evolution in Plants. 1-643, *London*.
- STEBBINS, G. L. et MAJOR, J. — (1965). Endémism and Speciation in the California Flora. *Ecol. Monogr.* 35: 1-35.
- STEFANI, C. DE, FORSITH MAJOR, C. J. et BARBEY, W. — (1891). Samos. Etude Géologique, Paléontologique et Botanique. 51, *Lausanne*.
- (1895). Karpáthos. Etude Géologique, Paléontologique et Botanique. 120, *Lausanne*.
- STERNER, R. — (1939). *Centaureum vulgare* Rafn, *Centaureum Erythraea* Rafn or *Erythraea littoralis* (Turner) Fries? *Bot. Not.* 718-728.

- (1940-1941). Polymorfin inom *Centaurium vulgare* gruppen. *Medd. Göteb. Bot. Trädgård* 14 : 109-142.
- STEUDEL, E. T. VON. — (1840). Nomenclator botanicus, seu Synonymia Plantarum universalis enumerans Ordine alphabetico Nomina atque Synonyma tum generica tum specifica, et a Linnaeo et a recentioribus de re botanica scriptoribus plantis phanerogamis imposita. 2, 1 : 352 et 595-596, *Stuttgartiae et Tubingae*.
- STURMS, J. — (1903). Flora von Deutschland in Abbildungen nach der Natur. 2 : 11-17, *Stuttgart*.
- SWANSON, C. P. — (1960). Cytologie und Cytogenetik. 525 pp., 221 fig., *Stuttgart*.
- SWEET, R. — (1839). Hortus britannicus. 3 : 471-472, *London*.
- TENORE, M. — (1831). Sylloge plantarum vascularium Florae Neapolitanae. 565, *Neapoli*.
- TERRACCIANO, A. — (1894). Intorno ad *Erythraea tenuiflora* Hoffm. et Link ed *Erythraea ramosissima* Pers. in Italia. *Boll. Soc. Bot. Ital.* 6 : 173-184.
- (1894). De *Erythraea Carueliana*; idest de italicis *E. tenuiflora*, Hoffm. et Link, et *E. ramosissima*, Pers. *Ibid.* 6 : 179-184.
- THUILLIER. — (1824). Flore des Environs de Paris. 115-116 et 192, *Paris*.
- TISCHLER, G. — (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, 263 pp., *La Haye*.
- TODARO, A. — (1870). Flora Sicula exsiccata.
- TOURNEFORT, J. P. DE. — (1700). Institutiones rei herbariae. Editio altera, gallica longe auctior, quingentis circiter tabulis aeneis adornata. 122, *Parisiis*.
- (1725). Histoire des plantes qui naissent aux environs de Paris avec leur usage dans la médecine. 2 : I : 119-121 et 317 et 2 : II : 145 et 295-296, *Paris*.
- (1729). Institutiones Rei Herbariae. I, 122-123, II, pl. 48, *Paris*.
- TOUSSAINT, Abbé et HOSCHÉDE, J. P. — Flore de Vernon et de la Roche-Guyon et Plantes rares des Andelys, avec additions comprenant les plantes intéressantes des environs de Louviers et de Pont-de-l'Arche. *Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen* 286-287.
- TOWNSEND, F. — (1879). *Erythraea* in the isle of Wight. *Journ. Bot. (London)* 17 : 327-329.
- (1881). On an *Erythraea* new to England, from the isle of Wight and South Coast. *Journ. Linn. Soc. London (Bot.)* 18 : 398-405, pl. 15.
- (1881). On *Erythraea capitata*, Willd. *Journ. Bot. (London)* 19 : 87-88.
- (1881). On *Erythraea capitata*, Willd., var. *sphaerocephala*. *Ibid.* 19 : 302.
- (1883). *Erythraea capitata* Willd. var. *Sphaerocephala* Towns., *E. Centaureum* Pers. var. *capitata* Koch. *Erythraea capitata* Willd. var. *sphaerocephala* Towns. *Ibid.* 21 : pl. 236 et 237.
- TURRILL, W. B. — (1924). XXXVI. On the Flora of the Gallipoli peninsula. *Kew Bull.* 8 : 353.
- TUTIN, T. G. et WARBURG, E. F. — (1932). Contributions from the University Herbarium, Cambridge. Notes on the Flora of the Azores. *Jour. Bot. (London)* 70 : 12.

- VAILLANT, S. — (1727). Botanicon Parisiense ou dénombrement par ordre alphabétique des plantes. 31-32, tab. VI, *Leide et Amsterdam*.
- VANDAS, C. — (1905). Addimenta ad Floram Macedoniae et Thessaliae. *Magyar Bot. Lapok* 4 : 266.
- VELENOVSKY, J. — (1898). Flora Bulgarica Descriptio et enumeratio systematica plantarum vascularium in principatu Bulgariae sponte nascentium. Supplementum I. 193, *Pragae*.
- VENTENAT, E. P. — (1799). Tableau du Règne Végétal selon la méthode de Jussieu. II : 413-415, *Paris*.
- VIERHAPPER, F. — (1915). Beiträge zur Kenntnis der Flora Kretas. *Österr. Bot. Zeitschr.* 65 : 120.
- VIERHAPPER, F. et RECHINGER, K. H. fil. — (1935). Bearbeitung der von Ignaz Dörfner im Jahre 1904 auf Kreta gesammelten Blüten und Farnpflanzen. *Österr. Bot. Zeitschr.* 84 : 172-173.
- VILLAR, D. — (1785). Flora delphinalis. 23, *Monspelli*.
- VILLARS, M. — (1786). Histoire des plantes de Dauphiné. 218, 262, 386, 529 et 530, *Grenoble, Lyon et Paris*.
- VISIANI, R. DE. — (1847). Flora Dalmatica. 2 : 256-257, *Lipsiae*.
- VITMAN, F. — (1789). Summa Plantarum quae hactenus innotuerunt methodo Linnaeana per genera et species digesta illustrata descripta a Fulgentio Vitman. 114-115 et 395-396, *Mediolani*.
- VIVIANI, D. — (1830). Appendix altera ad Florae corsicae Prodrum. 3-4, *Genuae*.
- VOLLMANN, F. — (1914). Flora von Bayern. 593-594, *Stuttgart*.
- WALDSTEIN, F. C. — (1812). Plantarum rariorum Hungariae. III, 305, tab. 275, *Viennae*.
- WATSON, H. C. — (1844). Notes on the Botany of the Azores. *Lond. Jour. Bot.* 3 : 595-596.
- WEBB, P. B. — (1838). Iter hispaniense. 28, *Paris et Londres*.
- WEBER, C. — (1966). Catalogue dynamique de la Flore de Genève. *Boissiera* 12 : 160-161.
- WENDELBERGER, G. — (1950). Zur Soziologie der Kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. *Denkschr. Österr. Akad. Wiss.* 108, 5 : 1.
- WHELDON, J. A. et SALMON, C. E. — (1925). Notes on the genus *Erythraea*. *Jour. Bot. (London)* 63 : 345-352.
- WILLDENOW, C. L. — (1797). Species Plantarum exhibentes Plantas rite cognitatas ad Genera relatas cum differentiis specificis, nominibus trivialibus synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas. 4 : 1067-1070 et II : (1799) 340-342, *Berolini*.
- WILLKOMM, M. — (1847). Spicilegium Florae hispanicae. *Bot. Zeit.* 50 : 874-875.
- (1852). Enumeratio plantarum novarum et rariorum, quas in Hispania australi regnoque Algarbiorum annis 1845 et 1846 legit. *Linnea* 25 : 48.
- (1893). Supplementum Prodrumi Florae Hispanicae. 193-195, *Stuttgartiae*.
- WILLKOMM, M. et LANGE, J. — (1870). Prodrum Florae Hispanicae. 1 : 660-665.

- WILMOTT, A. J. — (1918). *Erythraea scilloides* in Pembrokeshire. *Jour. Bot. (London)* 56 : 321-323.
- WITHERING, W. — (1796). An arrangement of British Plants. 3 : 254-256 et 369, London.
- WITTRÖCK, V. B. — (1883). Der Polymorphismus bei den Scandinavischen Typen der Gattung *Erythraea*. *Bot. Centr.* 14 : 317-318.
- (1884). « *Erythraeae* exsiccatae, quas distribuit Veit Brecher Wittrock. Fasciculus I. (N° 1-12) Stockholmiae 18 27/3 84 ». *Bot. Not.* 110-118.
- (1884). « *Erythraeae* exsiccatae, quas distribuit Veit Brecher Wittrock. Fasciculus I. (N° 1-12). Stockholmiae 27./3. 1884. » *Bot. Centr.* 19 : 58-64.
- (1886). « *Erythraeae* exsiccatae, quas distribuit Veit Brecher Wittrock, adjuvantibus cl. A. Barrandon, L. Corbière, C. Czako, Ch. Flahault, Asa Gray, Th. Holm, A. von Kerner, L. Kolderup-Rosenvinge, C. R. Orcutt, C. G. Pringle, W. N. Suksdorf, A. W. Thoren (N° 13-25). Fasc. II. Stockholmiae 1./12. 1885. » *Ibid.* 26 : 315-319.
- (1899). *Erythraeae* exsiccatae. Fasc. III-IV. Stockholmiae 1890. *Bot. Not.* 272-281, 16 fig.
- WULFF, H. D. — (1937). Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. *Jahrb. Wiss. Bot.* 84 : 820.
- ZELTNER, L. — (1961). Contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium* Hill (Gentianacées). *Bull. Soc. Bot. suisse* 71 : 17-24, 10 fig., 1 tabl.
- (1962). Deuxième contribution à l'étude cytologique des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium* Hill (Gentianacées). *Bull. Sec. neuchâtel. Sci. nat.* 85 : 83-95, 11 fig., 2 tabl., pl. 5-6.
- (1963). Recherches sur quelques taxa méditerranéens du genre *Centaurium* Hill (Gentianacées). *Ibid.* 86 : 93-100, 8 fig., pl. 2-3.
- (1966). Sur quelques taxa nouveaux ou méconnus des genres *Blackstonia* Huds. et *Centaurium* Hill. *Ibid.* 89 : 61-73, 8 fig., pl. 1-4.
- (1967). Etude cytologique de deux espèces relativement rares du genre *Centaurium* Hill (Gentianacées). *Ibid.* 90 : 241-246, pl. 7.
-

IMPRIMERIE CENTRALE S.A., NEUCHÂTEL